5.4)6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

18163. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY

TOME NEUVIÈME

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

En face de l'École de médecine

1889

RECHERCHES

SUR

LA SYNTHÈSE DES LICHENS

Par M. Gaston BONNIER

INTRODUCTION

En commençant l'exposé des recherches expérimentales que j'ai entreprises de 1882 à 1888 sur la synthèse des Lichens, je ne ferai pas l'historique complet des travaux qui ont été publiés sur la nature des Lichens. Cet historique a déjà été fait plusieurs fois.

On trouvera d'ailleurs, page 30, l'indication des principales sources.

Ce que je voudrais montrer dès le début de cette étude, c'est que, bien que déjà introduite dans l'enseignement, et bien qu'appuyée sur un grand nombre de faits, l'hypothèse sur la double nature des Lichens demande encore sur plusieurs points une démonstration complète.

On sait que les Lichens ont été considérés par plusieurs auteurs, depuis Speerschneider, de Bary et surtout M. Schwendener, comme formés par l'association de deux êtres différents : une Algue et un Champignon. La partie du Lichen qui contient de la chlorophylle (*gonidies*) serait formée par l'Algue ; la partie qui n'en contient pas (*hyphes*) serait formée par le Champignon. Cette manière de voir a été confirmée par la méthode analytique et l'on a réussi à séparer les deux êtres associés, isolant les gonidies qui peuvent continuer à se développer et à se reproduire indépendamment du Lichen, en

prenant l'aspect d'Algues connues. On a tout récemment (1) isolé de même le Champignon, qui se développe sans Algue lorsqu'on lui donne un milieu nutritif convenable.

Mais laissons les résultats fournis par l'analyse pour ne nous occuper que de ceux que donne la synthèse des Lichens.

On a aussi cherché, en effet, à reconstituer l'association qui forme le Lichen en semant le Champignon sur l'Algue.

Dans son beau travail sur les gonidies des Lichens, M. Bornet a montré comment pouvait se faire le premier début de cette association. M. Treub a aussi publié des observations semblables, ainsi que M. Rees, d'autre part.

Toutefois, aucun de ces savants n'a pu établir des cultures mettant en évidence la formation du faux tissu des Lichens, l'organisation et la différenciation interne de l'association des deux êtres. Les moisissures, les infusoires ou les bactéries ont promptement détruit toutes leurs cultures et ce n'est jamais que le premier début qui a pu être observé.

M. Stahl est allé plus loin, non pas en semant des spores et des Algues prises isolément et cultivées dans un milieu privé de germes, mais en observant l'association naturelle qui se produit chez certaines espèces de Lichens du groupe des Verrucariées (*Endocarpon pusillum*, *Polyblastia rugulosa*) croissant sur de la terre argileuse et chez lesquels se trouvent des gonidies hyméniales particulières qui sont projetées avec les spores. M. Stahl a pu assister ainsi au développement complet de ces espèces. M. Stahl n'a décrit et figuré toutefois que les premiers stades de ce développement et le Lichen complètement formé.

Le développement des Lichens sur de l'argile ne lui permettait pas de suivre pas à pas sur le même exemplaire la différenciation complète du thalle.

D'ailleurs, il faut bien remarquer que, même lorsque dans ces intéressantes études sur le *Polybblastia*, le savant auteur

(1) Alfred Möller, *Ueber die Cultur flechtenbildenter Ascomyceten, ohne Algen*. Münster, 1887.

a fait voir les changements de formes qu'on pouvait obtenir en mettant au contact des filaments du thalle les gonidies hyméniales de cette espèce en forme de *Stichococcus*, M. Stahl a toujours opéré avec les gonidies mêmes des Lichens et chez des espèces où l'association n'est pour ainsi dire jamais rompue. Il n'en est pas moins vrai que le résultat des observations de M. Stahl est d'une très grande importance au point de vue de la question qui nous occupe.

Quelles sont maintenant les objections qui peuvent être faites au sujet de ces résultats?

Les unes peuvent porter sur le procédé de culture, les autres sur la nature des gonidies employées.

1° *Objections quant au procédé de culture.* — Les cultures qui ont été faites jusqu'ici pour obtenir le développement des Lichens par synthèse, ont toujours été exposées à l'air ordinaire chargé de germes de toutes sortes et sur un substratum non stérilisé. C'est ce qui explique que, dans la plupart des cas, les cultures ont été rapidement détruites par de nombreux organismes.

Mais ne peut-on objecter, même lorsque le Lichen se développe, qu'on n'est pas certain d'avoir réalisé sa synthèse? Sont-ce bien les spores que l'on a semées qui se sont développées? Sont-ce bien les Algues mises en cultures qui ont été prises par les hyphes ?

En faisant des cultures à l'air libre, sur écorce, par exemple, j'ai vu souvent pousser divers Lichens que je n'avais pas semés (pl. 1, fig. 8); j'ai pu même constater en plusieurs cas, que des Lichens de la même espèce développés par des *sorédies* avaient germé et donné un thalle à l'endroit même où j'avais semé spores et Algues, dans la région du substratum où la synthèse n'avait pas réussi.

En opérant de cette manière, on aurait donc pu croire qu'on avait réalisé une synthèse parce qu'à l'endroit même où on avait tenté de l'établir, il était venu germer naturellement des sorédies de Lichens, c'est-à-dire une association déjà toute faite. Aucune synthèse n'aurait été produite en réalité dans ce cas.

Ainsi donc, des cultures faites à l'air libre et sur un substratum non stérilisé laissent prise à de nombreuses suppositions et l'on peut même montrer par expérience que certaines d'entre elles sont parfois vérifiées.

Une conclusion s'impose : il faut opérer en cherchant à réaliser des cultures pures, dans un milieu privé de germes et toute culture impure doit être rejetée.

2° *Objections quant à la nature des gonidies.* — Il est démontré que les gonidies isolées se développent et se reproduisent comme des Algues.

Ce sont des Algues; mais ne sont-elles pas adaptées à une forme donnée de Lichen? Cette adaptation peut-elle être assez forte pour qu'une Algue quelconque ne puisse former immédiatement des gonidies? C'est la question qu'on s'est quelquefois posée, surtout lorsqu'on peut observer dans la nature les moyens si nombreux par lesquels les Lichens conservent en réalité leur association. Sans parler des sorédies, ne voit-on pas souvent germer les spores et même les spermaties sur des gonidies provenant immédiatement de la destruction de la même espèce de Lichen?

Et alors, ne serait-ce pas pour cela que les cultures de M. Bornet, de M. Treub, de M. Rees n'ont pu aller plus loin que le premier début? Dans les Lichens obtenus par M. Stahl n'est-ce pas parce que les spores ont germé *sur des gonidies* de Lichens et non pas sur des Algues déterminées que l'association a pu s'établir?

D'ailleurs, dans ces deux seuls cas où le Lichen s'est développé jusqu'à fructifier, on n'a pas fait de synthèse expérimentale, c'est purement et simplement l'observation de l'association naturelle, telle qu'elle se conserve par germination de spores sur les gonidies qui a été faite par M. Stahl.

Il serait donc possible, à la rigueur, d'admettre qu'en réalité un Lichen est constitué par une Algue et un Champignon, que les deux éléments du consortium peuvent être séparés, que les spores d'un Lichen peuvent germer sur des gonidies, sans admettre pour cela que l'on peut constituer un Lichen

complet, de toutes pièces, immédiatement, en prenant pour point de départ des spores pures et une culture pure d'Algues déterminées issues d'Algues croissant loin de tout Lichen.

Mais cependant comment expliquer alors ce premier début d'association, tel qu'il a été observé par les auteurs que je viens de citer? Ne voit-on pas les premiers filaments, issus de la germination des spores de Lichens, entourer les Algues et s'y accrocher? C'est qu'en réalité ces développements ne fournissent pas une preuve suffisante de l'association, car les Lichens germant entourent souvent les corps qu'ils trouvent à leur portée. Que l'on remplace, comme je l'ai fait, les *Protococcus* par des fils de verre, de petits grains de sable ou des filaments de paille coupée en long, on verra les hyphes contourner ces objets et former aussi bien un commencement d'association apparente avec ces corps bruts qu'avec les Algues employées dans les cultures que nous venons de citer.

Naturellement, ce développement de spores germant seules et contournant des objets quelconques s'arrête rapidement, comme tout développement des spores de Lichens sur un substratum non nutritif; mais les cultures dont nous venons de parler se sont arrêtées tout aussi rapidement.

On pourrait donc dire que les Algues ont été englobées au début par les filaments du Lichen, absolument comme des grains de verre ou de sable et qu'il n'y a là, en définitive, aucune synthèse réalisée.

J'ai essayé de réaliser dans un milieu privé de germes le développement complet de cultures de Lichens obtenus par synthèse au moyen de spores pures et d'Algues déterminées prises dans une culture pure, et l'on trouvera peut-être que ces expériences fournissent, non seulement un supplément de vérification pour une théorie démontrée, mais qu'elles donnent par elles-mêmes une démonstration qui était nécessaire.

Je ne puis terminer cette Introduction sans remercier vivement M. Bornet, dont les savants conseils et les fréquents

encouragements m'ont permis d'obtenir les résultats que je vais maintenant exposer.

I

MÉTHODES DE CULTURE

1° Cultures sur fragments d'écorce et de roche.

Les cultures tentées dans le but d'obtenir le développement de l'association des deux êtres ont été faites sur des fragments d'écorce ou de roche tels que ceux où croissent spontanément les espèces étudiées.

Des expériences préliminaires faites en 1882 m'ont montré que les cultures se développaient plus rapidement et dans de meilleures conditions lorsque l'air est renouvelé. Cependant, si les cultures dans un flacon fermé par du coton roussi, sont placées en un endroit où la température est très variable, l'air se renouvelle naturellement dans le flacon, en passant à travers les filaments du coton ; dans ces conditions, les cultures peuvent être menées à bonne fin, sans un renouvellement artificiel de l'air. Je parlerai d'abord de la manière dont sont installées ces dernières cultures.

1. Cultures sans renouvellement artificiel de l'air. — S'il s'agit, comme dans la plupart des cas, de semer les spores du Lichen avec des Algues, on opère de la façon suivante.

Il faut d'abord avoir une culture pure de l'Algue dont on veut se servir. Supposons qu'il s'agisse du *Protococcus viridis*. J'avais soin d'en chercher une station favorable sur une écorce d'un arbre connu où il ne pousse jamais de Lichen et où les Algues examinées çà et là par places, au microscope, ne présentassent pas des spores étrangères ou des organismes quelconques. Ces Algues étaient alors semées sur de l'écorce

stérilisée à 115 degrés ou mieux encore sur du vieux plâtre redevenu du sulfate de chaux hydraté et qui est chauffé à la même température. Le fragment d'écorce ou de plâtre était placé dans un flacon Pasteur analogue à celui que représente la figure 1. C'est un flacon A, dont le bouchon B ferme à l'émeri à l'extérieur du goulot. Ce bouchon se termine au sommet par un tube qui est rempli de coton roussi *c*. Au tra-

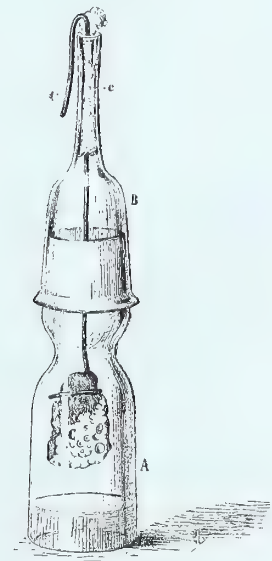


Fig. 1. — Flacon Pasteur pour la culture des Lichens par synthèse. — A, flacon ; B, couvercle fermant à l'émeri en dehors ; *c*, coton roussi ; C, culture.

vers de ce tube, passe un fil de fer qui soutient le morceau d'écorce ou le morceau de plâtre taillé de façon à pouvoir passer par le large goulot du flacon. Le tout ainsi disposé est placé dans l'étuve à 115 degrés. On introduit ensuite dans le flacon encore chaud, de l'eau bouillante qui continue encore à bouillir au fond du flacon.

Un grand nombre de flacons étant ainsi préparés, on y sème l'Algue récoltée et qui, malgré le choix qu'on a pu faire d'une bonne station, est souvent plus ou moins impure. Le semis était fait dans une chambre spéciale du laboratoire,

autant que possible à l'abri des moisissures et des mouvements de l'air. On sème en flambant le bouchon et le goulot avec la flamme d'une lampe à alcool et en prenant l'Algue avec la lame d'un scalpel qui vient d'être flambé à la lampe.

Parmi les cultures d'Algues ainsi préparées, certaines sont envahies par divers organismes qui ont été introduits au moment où l'on fait le semis; mais en faisant des cultures par sélections successives, on arrive assez facilement à avoir des cultures d'Algues très pures et dont une parcelle, examinée au microscope, ne présente jamais trace d'aucun organisme étranger. C'est sur une telle culture que l'on doit prendre l'Algue qui doit servir à tenter une synthèse.

Lorsque de semblables cultures sont préparées soit comme précédemment, soit dans des cellules (comme on le verra plus loin), de façon à pouvoir en contrôler la pureté sans être obligé de mettre la culture au contact de l'air extérieur, on prend l'espèce de Lichen que l'on veut étudier, en choisissant autant que possible des échantillons bien fructifiés et ne présentant pas un mélange de plusieurs espèces. On place alors des lamelles de verre, préalablement stérilisées, sur les groupes d'apothécies du Lichen, et, si l'espèce a été récoltée dans des conditions favorables, on voit bientôt les lamelles couvertes de spores. Parmi ces lamelles nombreuses, on en trouve, examinées au microscope, qui ne présentent aucun autre organisme que les spores du Lichen souvent groupées par huit ou par un multiple de huit sur les divers points de la lamelle.

Une lamelle couverte de spores, pures à l'examen microscopique, étant ainsi choisie, est prête pour un semis.

On a donc pour faire un semis :

1° Un flacon avec substratum, tel que le flacon que représente la figure 1 et stérilisé comme on l'a indiqué précédemment;

2° Une culture d'Algue pure;

3° Une lamelle ne renfermant, par l'examen au microscope, que les spores du Lichen à semer.

Dans la chambre choisie pour faire les semis, on prend avec un scalpel flambé un peu d'Algue dans la culture, puis on racle, avec la portion de la lame du scalpel qui porte l'Algue, les groupes de spores visibles à l'œil nu sur la lamelle; on retire le substratum du flacon; on flambe le goulot et le bouchon; on étale sur le substratum les parties du mélange d'Algues et de spores adhérentes à la lame du scalpel; on remet le substratum dans le flacon à culture en fermant rapidement. Le semis est fait.

J'ai aussi essayé d'opérer autrement pour éviter le séjour des spores sur la lamelle exposée à l'air avant le semis; mais soit en détachant des fragments d'apothécies avec un fin scalpel, soit en essayant de prendre directement des spores avec la pointe d'une aiguille appuyée à la surface d'une apothécie, on n'arrive à aucun bon résultat et l'on n'est pas sûr de n'avoir pas semé des gonidies du Lichen. Le semis fait avec projection naturelle des spores, à distance et après examen microscopique, m'a paru indispensable.

Comme on doit s'y attendre, les semis faits comme on vient de le décrire et en prenant toutes les précautions sont loin de toujours réussir, et cela pour plusieurs raisons qu'il était facile de prévoir.

D'abord les spores des Lichens peuvent être projetées avant leur maturité, ou bien encore peuvent n'être pas susceptibles de germer. Cela peut dépendre même du temps par lequel on a fait la récolte du Lichen.

D'autre part, même si la culture d'Algue est tout à fait pure, on ne peut pas toujours répondre de la pureté absolue de la lamelle sur laquelle sont les spores. Enfin, comme dans tous les semis possibles, l'air peut introduire des germes sur le substratum au moment où on le sort du flacon pour l'ensemencer.

Il en résulte que, sans production de Lichen, les cultures dans les flacons peuvent se comporter de trois manières différentes :

1° *Ne rien donner.* — En ce cas les conditions sont défavo-

rables au développement de l'Algue et les spores du Lichen n'ont pas germé. Ce cas se produit rarement.

2° *Donner une culture d'Algue seule.* — Ceci a lieu lorsque les conditions sont favorables au développement de l'Algue et que les spores du Lichen ne germent pas, ou bien encore lorsque l'eau, venant se condenser sur le substratum, détruit les premiers filaments du Lichen et permet à l'Algue seule de se développer et de se multiplier.

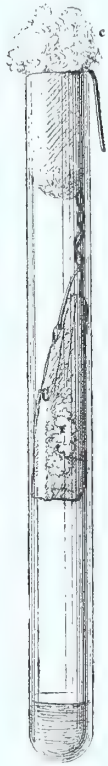


FIG. 2. — Tube pour cultures dans le laboratoire.— *c*, coton roussi; C, culture.

3° *Donner un développement d'autres organismes.* — Ceci a lieu ou bien quand les spores semées n'étaient pas suffisamment pures, ou bien lorsque l'air extérieur a introduit des germes au moment même du semis.

Lorsque aucun de ces trois cas ne se produit, on assiste au développement simultané de l'Algue et de la spore de Lichen, et dans les cas où l'association peut avoir lieu on voit se former peu à peu le thalle du Lichen.

La figure 2 représente une disposition plus simple des mêmes cultures, lorsqu'on opère dans un laboratoire. Elle consiste en un tube fermé seulement par du coton roussi *c* au travers duquel passe le fil de fer supportant le substratum C. On stérilise comme précédemment, mais il faut avoir soin que le coton soit bien serré contre le tube. Ce mode de culture ne pourrait pas servir si on laissait le tube au dehors, à moins d'en abriter l'extrémité.

Lorsque des semis ont été faits dans les montagnes, j'avais soin de faire le semis à une grande altitude ; l'air n'y contenant que fort peu de germes, on avait moins de chances d'introduire des organismes étrangers. En effet, les semis faits à plus de 2000 mètres d'altitude ont donné de très bons résultats.

2. Cultures avec renouvellement artificiel de l'air. — Dans les cultures faites dans des flacons qui avaient été laissés très longtemps dehors, comme dans les Pyrénées, le renouvellement d'air se faisait tous les jours très facilement dans les flacons, grâce aux grands changements de température entre le jour et la nuit. Mais, lorsqu'on peut faire autrement, lorsqu'on opère par exemple dans le laboratoire, il

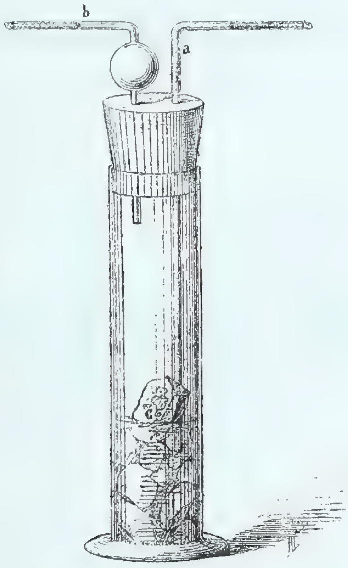


Fig. 3. — Éprouvette pour culture. — *a*, tube par lequel entre l'air privé de germes; *b*, tube par lequel l'air sort; C, culture.

vaut mieux employer des cultures où l'on renouvelle constamment l'air.

Pour cela, je me suis servi d'éprouvettes telles que celle que représente la figure 3. C'est une éprouvette à pied, solidement bouchée par un bouchon de caoutchouc au travers duquel peuvent passer deux tubes dont l'un, *a*, plonge jusqu'au fond de l'éprouvette, tandis que l'autre, *b*, plus court, est renflé en boule avant d'être coudé. Afin que l'on puisse isoler l'éprouvette du système à renouvellement d'air, sans craindre d'introduire des germes, les tubes *a* et *b* sont remplis de coton roussi sur une grande longueur.

Le substratum peut être suspendu au bouchon par un fil de fer (voy. 3 et 4, fig. 4) ; mais, lorsqu'on opère avec un fragment de roche, il est plus commode de le placer au-dessus de l'eau sur un grand nombre de cailloux stérilisés qui remplissent le fond de l'éprouvette (en C, fig. 3, en 1 et 2, fig. 4).

La stérilisation d'une semblable éprouvette et les semis se font sensiblement de la même manière qu'avec les flacons Pasteur.

Le renouvellement de l'air est obtenu de la façon suivante :

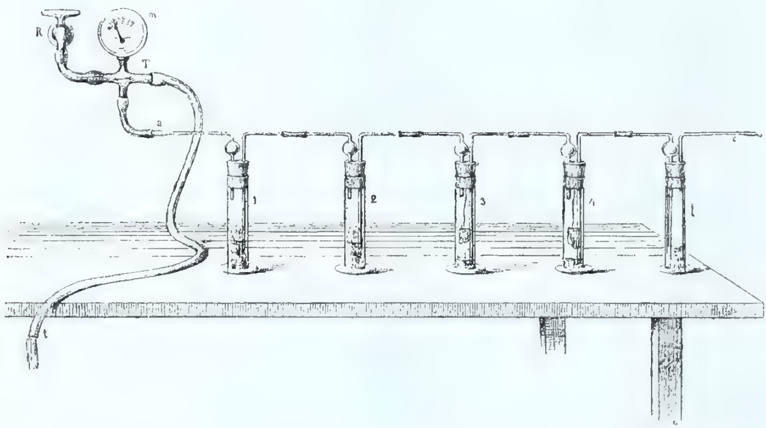


Fig. 4. — Appareil disposé pour une série de cultures dans de l'air privé de germes, constamment renouvelé. — R, robinet par où rentre l'eau ; T, trompe de Brewer ; *t*, tube par où l'eau s'écoule ; l'air, appelé par la trompe, passe en *c* à travers du coton roussi, traverse le flacon laveur *l*, puis passe dans des cultures successives 4, 3, 2, 1 ; *m*, manomètre.

Au moyen d'une trompe de Brewer (T, fig. 4) fonctionnant par un courant d'eau sous pression qui s'écoule de R en *t*, l'air entre dans chaque éprouvette par le tube *a* (fig. 3), puis passe à travers l'eau en bulles qui permettent de régler la rapidité du courant d'air et de vérifier si les appareils tiennent bien ; l'air sort ensuite par le tube *b* en entraînant de l'eau ; mais, grâce à l'ampoule de verre située sur le trajet ascendant du tube, l'eau est récoltée et retombe dans l'éprouvette. Si on ne prenait pas cette précaution, l'eau de toutes les éprouvettes passerait peu à peu dans les derniers flacons et immergerait les cultures.

On peut disposer une série d'éprouvettes semblables à la suite les unes des autres (1, 2, 3, 4, *l*, fig. 4), en ayant soin de les rejoindre les unes aux autres par des tubes contenant du coton stérilisé, de façon que le courant d'air ne puisse entraîner des Algues, des spores ou des portions d'organismes d'une éprouvette à la suivante. La figure 4 représente une semblable série de cultures où le courant d'air passe de *c* en *a*, à travers du coton roussi *c*, puis dans un flacon laveur *l* contenant de l'eau, de nouveau à travers du coton, puis en 4 autour d'une culture établie sur écorce, traverse de nouveau du coton, puis en 3, etc., jusqu'à la dernière culture d'où l'air est aspiré par la trompe.

Le dégagement des bulles dans l'eau de chaque éprouvette et les indications du manomètre *m* permettent de régler d'une façon convenable le renouvellement de l'air qu'on laisse ainsi s'opérer pendant des mois successifs.

Si l'on veut examiner une culture, on n'a qu'à défaire les petits tubes de caoutchouc qui la relient aux cultures voisines, et grâce au coton stérilisé des deux tubes de verre on peut la transporter facilement après avoir raccordé entre elles les deux cultures voisines.

Si la pression de l'eau n'est pas suffisante, on peut au contraire pousser de l'air dans le système par une trompe Alvergniat ou bien remplacer la trompe de Brewer par un aspirateur double qu'on retourne de temps en temps, le matin et le soir par exemple.

J'ai obtenu parfois de bons résultats et parfois un développement plus rapide en mettant en *l* (fig. 4) de l'eau chargée d'acide carbonique renouvelée de temps en temps.

2° Cultures en cellules.

En opérant de l'une des manières qui viennent d'être indiquées, il est impossible de suivre au microscope le développement de l'association sur une même culture à des états successifs, car en général, si l'on examine l'une des cultures en

flacon, en tube ou en éprouvette, c'est une culture sacrifiée.

Si l'on veut suivre pas à pas le développement et surtout la formation première du thalle ainsi que sa différenciation, il est nécessaire de faire des cultures en cellules.

Ces cellules sont stérilisées à 115 degrés, reçoivent ensuite une goutte d'eau bouillante et sont recouvertes d'une lamelle à la face inférieure de laquelle on a effectué le semis. La lamelle est fixée par tous ses bords à la partie supérieure rodée de la cellule, puis fixée au moyen de baume de Canada ou mieux de vaseline. La culture se développe sur la face inférieure de la lamelle et on peut la suivre au microscope.

Dans ces cultures cellulaires plus encore que dans les cultures précédentes, le renouvellement de l'air est une condi-

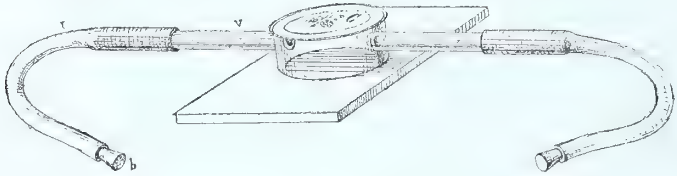


Fig. 5. — Disposition pour la culture en cellules. — C, culture; *v*, tube de verre; *t*, tube de caoutchouc fermé par un bouchon *b*.

tion favorable au développement. Si l'air n'est pas renouvelé, il est bien difficile que la culture soit dans des conditions qui favorisent à la fois le développement de l'Algue et la germination des spores ou du moins le développement des filaments issus de cette germination.

On peut laisser l'air se renouveler naturellement en adaptant un tube tel que *v* (fig. 5) à l'un des côtés de la cellule, ce tube étant rempli de coton stérilisé ; mais il est de beaucoup préférable d'employer des cellules ayant deux tubes tels que *v* opposés l'un à l'autre, prolongés par des tubes de caoutchouc (*t*, fig. 5) qui peuvent être bouchés hermétiquement par des fragments d'agitateur ou par des bouchons *b*, toujours préalablement flambés avant chaque bouchage.

On peut renouveler l'air de temps à autre en faisant passer un courant d'air à travers la cellule, mais il vaut mieux que le

courant d'air soit continu. Dans ce but, on peut disposer les cellules de culture comme le représente la figure 6. Un tube de verre T porte d'un côté des tubes étroits, formant autant de ramifications qu'il y a de cultures auxquelles ces tubes peuvent être rattachés par des tubes de caoutchouc *t*; de l'autre

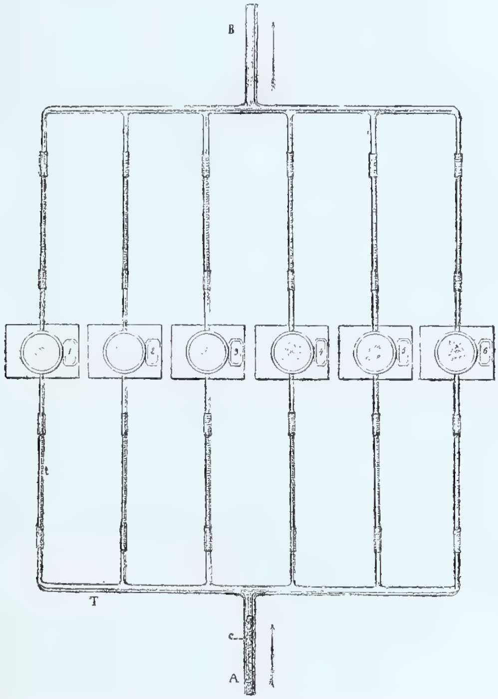


FIG. 6. — Disposition pour le renouvellement de l'air privé de germes dans les cultures en cellules. L'air, appelé en B, entre en A, passe à travers le coton roussi *c*, puis se divise par les tubes T, *t*, et passe dans les cellules à cultures 1, 2, 3, 4, 5, 6.

côté, ce tube T porte une grosse branche A par où arrive l'air à travers une grande longueur de coton roussi, dont une partie seulement est représentée (en *c*). Un autre tube tout à fait semblable est disposé de l'autre côté de l'appareil, et recueille tous les petits courants d'air partiels circulant à travers les cultures, pour les réunir en un seul et les faire passer par la grosse branche de sortie B qui communique avec une trompe ou avec un aspirateur. Il est prudent de

mettre aussi du coton stérilisé dans cette branche pour le cas où il se produirait un courant d'air en sens inverse par suite d'un mauvais fonctionnement de la trompe ou par un arrêt de l'aspirateur.

Grâce à cette disposition, les cellules de culture telles que 1, 2, 3, 4, 5, 6 sont placées chacune sur le trajet d'un renouvellement d'air continu et privé de germes.

Il va sans dire que les tubes T ont été stérilisés à 115 degrés et sont alors munis de bouchons à chacune de leurs ramifications. Je n'insiste pas sur les précautions qu'il faut prendre pour la stérilisation de toutes les parties de l'appareil et pour leur raccordement après stérilisation. Tous ceux qui ont fait des cultures analogues connaissent ces difficultés et comprendront qu'elles sont ici particulièrement grandes.

Si l'on veut examiner une culture à un moment donné, on peut le faire sans crainte d'introduire le moindre germe dans la culture. Il suffit de détacher les deux tubes *t* qui la raccordent à l'appareil ; de flamber en bouchant et de placer la culture sous le microscope.

C'est en opérant de cette manière que j'ai pu suivre toutes les phases du développement et la différenciation du thalle chez plusieurs espèces de Lichens.

II

LICHENS OBTENUS PAR SYNTHÈSE

Lorsqu'on opère avec des spores de Lichen et une Algue qui doit lui servir de gonidies, et lorsque la culture est pure, dans un courant d'air privé de germes et constamment renouvelé, on observe le plus souvent un développement assez rapide de l'association au début; puis, si la culture n'en reste pas à cette première phase (comme cela arrive souvent), le développement devient plus lent; la culture commence ordinairement à devenir blanchâtre ou d'un blanc verdâtre

sur les bords et ce n'est ordinairement qu'un certain nombre de mois après que l'on voit le Lichen prendre sa teinte normale et que l'on peut s'assurer, même à l'œil nu, que l'on a reproduit un Lichen semblable au Lichen naturel. Sauf une exception, je n'ai jamais obtenu de fructifications dans des cultures ayant moins de deux ans.

Les cultures qui ont le mieux réussi sont celles que j'avais installées dans les Pyrénées en 1884 et dont j'ai recueilli les résultats en 1886. Ces cultures avaient été établies dans des tubes ou des flacons Pasteur avec substratum d'écorce, sur les Sapins d'une forêt près de la Hourquette de Cadéac (entre la vallée d'Aure et celle de Bagnères-de-Bigorre). D'autres cultures, faites au laboratoire ou près de Paris, ont donné aussi de très bons résultats ; mais, dans ce dernier cas, on est dans de très mauvaises conditions pour effectuer des semis ; c'est surtout par les lamelles où sont projetées pendant quelque temps les spores de Lichen que les impuretés s'introduisent.

Afin d'éviter un grand nombre d'essais inutiles, je me suis guidé, pour le choix des Algues ou des Lichens, sur les résultats importants obtenus dans les études de M. Bornet sur les gonidies des Lichens (1). J'ai cependant eu l'occasion d'étudier un certain nombre de Lichens très répandus dont il n'est pas question dans ces travaux, et j'ai aussi tenté de constituer quelques associations différentes de celles qu'indiquent les analyses de Lichens naturels.

Je ne décrirai pas dans ce chapitre la structure des Lichens obtenus, ni leur développement ; je me contenterai de dire à ce sujet que les Lichens produits par synthèse dont le thalle était développé présentaient la même structure que les Lichens naturels qui avaient produit les spores et que plusieurs échantillons de ces Lichens, envoyés à des Lichénographes bien connus, ont été déterminés par eux sous le même nom que le Lichen dont les spores avaient servi à l'origine de la culture.

(1) Voy. *Bibliographie.*

Il n'y a eu de doute que pour un exemplaire de *Physcia stellaris*, dont le port était un peu particulier, mais que l'examen au microscope ne permettait pas de méconnaître.

Cultures de contrôle. — Pour un grand nombre de cultures, j'établissais dans des appareils identiques des cultures où les spores seules du Lichen étaient semées et des cultures où l'on ensemençait l'Algue seule; les spores seules ou l'Algue seule étaient placées sur des substratums semblables à celui de la culture du mélange.

Jamais ces cultures n'ont donné un Lichen et il va sans dire que l'on pouvait constater que jamais il ne se développait aucun organisme dans les nombreux flacons, tubes ou cellules non ensemencés qui avaient été stérilisés à l'avance et qui pouvaient rester parfois jusqu'à deux ans de suite sans être employés.

Les cultures d'Algues ne donnaient que des Algues semblables; les cultures des spores de Lichen seules s'arrêtaient en général très tôt sur les substratums naturels, après la germination des spores; elles pouvaient se développer davantage sur l'écorce dans quelques cas (*Verrucaria*, *Opegrapha*) comme on pouvait le prévoir ou bien sur un mélange nutritif (gélatine et jus de pruneaux) et donner alors une suite de commencement de thalle sans gonidies; je reviendrai plus loin sur ce point. En tout cas, ces cultures des spores seules n'ont jamais donné le thalle du Lichen tel qu'on l'observe à l'état naturel et elles n'ont jamais donné d'apothécies (1).

Algues employées. — Pour les divers essais de culture, j'ai commencé toujours par établir par semis successifs des cultures pures de l'Algue à employer. Je n'ai fait de cultures pures que d'un certain nombre d'espèces qui sont les suivantes :

(1) M. Möller (*loc. cit.*) n'a pas obtenu non plus dans ses intéressantes recherches les ascospores des Lichens, mais bien les autres formes de spores.

Pleurococcus vulgaris;
Protococcus botryoides;
Protococcus viridis;
(?) *Trentepohlia umbrina* (*Chroolepus u.* Kütz);
Trentepohlia abietina (*Chroolepus a.* Flotow);
Trentepohlia aurea (*Chroolepus a.* Agardh);
Stichococcus bacillaris;
Vaucheria sessilis.

Nous parlerons seulement à la fin de ce mémoire des cultures faites avec ces dernières espèces d'Algues.

Lichens obtenus par synthèse. — Voici la liste des Lichens obtenus dans les diverses cultures faites.

1° *Avec semis de spores et de Protococcus.* — *Physcia parietina.* — Le thalle de cette espèce a été obtenu déjà assez différencié sur quatre cultures faites sur écorce en mai 1882; le thalle avait tous ses caractères au mois de décembre de la même année, mais ne mesurait pas plus de 5 à 6 millimètres de diamètre.

Des thalles plus considérables ont été obtenus en 1884 et 1885 et ceux provenant des cultures pures établies en août 1884 avaient donné en octobre 1886 des lames très développées de plusieurs centimètres de diamètre. Quelques cultures présentaient des thalles fructifiés, tels que ceux qui sont représentés figure 1, page 7, et planche 1, figure 5.

Physcia stellaris. — Des thalles très développés ont été obtenus dans les cultures établies en 1884, dans les Pyrénées, sur divers fragments d'écorce.

Les plus jeunes, sans fructifications, sont représentés planche 1 (fig. 3 et fig. 6). Celui que représente la figure 4 (pl. 1) était fructifié, et j'y ai observé, non seulement des ascospores, mais aussi des conidies.

Parmelia Acetabulum. — Cette espèce a été obtenue sur écorce dans des cultures faites à Paris. Le thalle n'avait pas plus de 5 millimètres de diamètre, et il n'y avait pas d'apothécies; mais, par un examen au microscope, il était facile de

reconnaître que ce thalle présentait une identité complète avec les thalles de même grandeur, de la même espèce, pris dans la nature.

2° *Avec des semis de spores et de Pleurococcus.* — *Lecanora sophodes* (pl. 1, fig. 7). — Cultivé sur fragments de grès. Une culture, semée en 1883, a donné un thalle de 13 millimètres de diamètre maximum, avec des apothécies développées en 1886.

Lecanora ferruginea. — Cette espèce a été obtenue dans trois cultures sur fragments de roche. Le thalle était semblable à celui du Lichen pris dans la nature (1883-1886).

Lecanora subfusca. — Des cultures de ce Lichen ont été faites sur écorce et sur roche. Dans les deux cas, on a obtenu le thalle développé, plus rapidement sur l'écorce que sur la roche (1882-1885).

Lecanora coilocarpa (pl. 1, fig. 2). — N'a donné que des commencements de thalle différencié (1883-1887).

Lecanora cæsio-rufa Ach. — A donné un thalle différencié, mais n'ayant que 3 millimètres de diamètre maximum (1885-1888).

3° *Avec semis de spores et de Trentepohlia.* — *Opegrapha vulgata.* — Obtenu avec apothécies, en deux ans et deux mois, dans les cultures faites dans les Pyrénées (1884-1886). Les cultures comparées faites sans Algue ont donné un thalle assez développé sous l'écorce, comme les *Opegrapha* naturels, bien que le substratum n'ait aucune partie vivante; mais il ne s'est pas produit de fructifications sur cette culture sans Algues.

Graphis elegans. — Commencement de la formation du thalle différencié.

? *Verrucaria muralis.* — A donné, en moins d'un an, un développement complet du thalle (1887).

Telles sont les synthèses obtenues en culture pure. L'examen microscopique de toutes ces cultures, à divers états de développement, n'a révélé la présence d'aucun autre organisme. Toutes les cultures où d'autres organismes se sont

introduits ont été rejetées et il n'en a point été tenu compte.

Je dois ajouter que je n'ai pas réussi dans les quelques cultures que j'ai tenté de faire avec les *Collema* et les *Ephebe*.

Comparaisons des cultures faites à l'air libre avec les cultures dans l'air privé de germes. — Avant de terminer ce qui a trait aux résultats généraux de la culture des Lichens, j'ajouterai que, dans plusieurs cas, j'ai installé, à côté de cultures pures, d'autres cultures où les semis étaient faits de la même manière, sur le même substratum stérilisé, mais exposé à l'air libre, au lieu d'être placé dans de l'air privé de germes.

A Paris, de telles cultures, mises au contact de l'air (soit sous cloche, soit contre un arbre dans un jardin), n'ont jamais donné de thalle développé. Dans la plupart des cas, lorsque les spores germaient, leur développement était arrêté par celui de nombreuses spores que l'air avait apportées sur la culture. C'est à peine si, dans quelques cas, l'on pourrait assister à une première ébauche de l'association.

De semblables cultures, faites à l'air libre, à côté de la culture pure, dans les forêts de sapins des Pyrénées, m'ont, au contraire, fourni des développements de Lichens plus considérables que dans les cultures pures où l'air n'était pas si facilement renouvelé. Mais ici, c'est un autre genre de difficulté, qui venait enlever toute valeur aux résultats obtenus. En effet, il se développait, sur ces écorces stérilisées, mais exposées à l'air libre, d'autres Lichens que ceux que j'avais semés, ou bien encore les mêmes espèces, mais ne provenant pas avec certitude, comme j'ai pu le constater, des semis que j'avais faits.

On se rendra très bien compte de ces résultats en comparant, par exemple, les résultats de culture pendant plus de deux ans que présentent les plaques d'écorce reproduites figure 1 et figure 3 (pl. 1).

La figure 3 représente le développement du *Physcia stellaris* en culture pure; la figure 2 représente une culture où

le semis a été fait de la même manière, mais à l'air libre. Le *Physcia stellaris* y a poussé, plus vite même que dans la culture pure comparable; mais d'autres espèces de Lichens se sont développées en même temps, et de jeunes sorédies germant, observées au bout de quelques semaines sur la plaque exposée à l'air libre, m'ont fait voir que le *Physcia stellaris* lui-même, au moins en partie, ne devait pas provenir du semis que j'avais fait sur ce substratum.

La figure 8 (pl. 1) représente un semis de *Physcia parietina* effectué à l'air libre dans des conditions analogues; on voit que de nombreuses autres espèces de Lichens se sont développées en même temps sur les plaques d'écorce, et qu'il est par suite impossible d'affirmer que le *Physcia parietina* développé provienne réellement du semis qui a été fait.

Je conclus de ces expériences que l'on ne saurait tirer aucune preuve absolue des cultures faites à l'air libre, et que, comme je l'ai fait remarquer dans l'Introduction, les résultats obtenus expérimentalement avec des cultures pures sont seuls complètement démonstratifs.

III

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES LICHENS OBTENUS PAR SYNTHÈSE

Étudier d'une manière complète le développement d'un Lichen, depuis la spore initiale jusqu'à la production de spores semblables, même en admettant que l'on ait à sa disposition toutes les cultures désirables, exige, on le comprend, une très grande continuité d'observations. Je n'ai pas pu disposer d'un temps assez grand, sans interruptions, pour suivre pas à pas la formation de toutes les espèces que j'ai obtenues en culture pure par synthèse.

D'autre part, pour bien comprendre la formation du thalle, il faut pouvoir suivre la même culture, le même Lichen en

voie de formation, pendant ses phases successives; or toutes les espèces de Lichens ne se prêtent pas également bien à ces observations, soit parce que leur thalle ne peut arriver à se former sur une lamelle de verre, soit parce que l'agglomération des Algues, devenues gonidies et les filaments enchevêtrés enlèvent rapidement au thalle toute transparence.

Cependant, parmi les nombreuses cultures faites en cellules, quelques-unes ont pu se prêter à une observation continue jusqu'à la production du thalle différencié, et j'ai pu suivre ainsi complètement, jour par jour, la constitution de l'association produite.

Je citerai, entre autres, une culture de *Physcia parietina*, dont j'ai essayé de reproduire les progrès successifs, depuis le premier début jusqu'au thalle constitué [voy. fig. 11 (pl. 2); fig. 12 (pl. 3); fig. 13 (pl. 4) et fig. 14 (pl. 5)].

1° *Synthèse du* Physcia parietina : *étude du développement.* — Considérons la culture dont le début est représenté figure 11 (pl. 2). Le semis ne comprenait que deux spores *s*, *s*, et une trentaine de cellules de *Protococcus* (*p*, fig. 11). On voit en *s* le début de la germination des spores.

Les filaments issus des spores s'allongent à leur extrémité, se renflant et se cloisonnant souvent à leur base, puis émettent latéralement de petits renflements qui deviennent des rameaux grêles entourant les cellules de l'Algue.

Cette phase a déjà été très bien décrite par M. Bornet et par M. Treub; je n'ai pas à y revenir. La germination de la spore *s* [à la partie supérieure de la figure 2 (pl. 3)] montre cette première phase du développement de l'association. Mais continuons à suivre attentivement les progrès de la culture dont il est ici question. Les jours suivants, on voit les filaments se multiplier et se différencier sans que les cellules d'Algues aient sensiblement changé.

Si nous examinons la culture, cinq jours après, par exemple (fig. 12, pl. 3), nous verrons que déjà presque toutes les Algues sont revêtues par les filaments. Ces filaments sont

d'ailleurs déjà différenciés en trois régions qu'il importe de distinguer dès maintenant :

1° Les *filaments renflés*, *r*, *r*, qui se développent à ce moment dans la partie moyenne de l'association ;

2° Les *filaments crampons*, *c*, *c*, *c*, ramifications plus étroites qui entourent les cellules de *Protococcus ;*

3° Les *filaments chercheurs*, *f*, *f*, *f*, assez étroits aussi, qui se dirigent vers la périphérie comme pour aller à la rencontre de nouvelles Algues.

Ainsi que nous allons le voir par la suite, les filaments renflés seront l'origine des faux tissus du Lichen où le Champignon seul existe, tandis que les filaments crampons et les filaments chercheurs seront l'origine des hyphes de la couche à gonidies où Algue et Champignon se trouvent étroitement associés.

Remarquons que, dans ce premier état, les filaments sont recouverts d'une membrane qui est relativement peu épaisse. Ils ont encore l'aspect qu'offrent les filaments d'une culture quelconque de Champignons ascomycètes ordinaires et ne présentent pas cet épaississement des parois qu'on trouve chez les hyphes des Lichens développés ; nous reviendrons sur ce point. Constatons cependant que les filaments renflés *r* ont des parois moins minces que les autres.

Les jours suivants on voit l'adhérence entre les Algues et les filaments s'accentuer encore, tandis que les premières se divisent et commencent à se multiplier. En même temps, les filaments renflés se ramifient, leurs rameaux se resserrent et ils commencent à former un faux tissu dont les intervalles des mailles ressemblent déjà, au premier abord, à des cellules.

Dix jours après, c'est-à-dire quinze jours après les semis, on constate facilement cette disposition, et l'on reconnaît très bien la différenciation déjà accentuée entre les diverses parties du thalle en voie de formation (fig. 13, pl. 4).

On voit, en effet, à cet âge, que la culture a bien changé d'aspect. Les cellules d'Algue *p* sont plus nombreuses et sont

plus intimement mêlées aux filaments crampons *c;* les filaments chercheurs *f*, plus abondants, s'allongent tout autour du jeune Lichen en divergeant dans tous les sens. Enfin les filaments renflés commencent à former un faux tissu *t* qui ne se mêle pas à l'enchevêtrement des Algues et des filaments grêles, tandis que d'autres ramifications *r*, *r* commencent à se différencier plus loin ou à recouvrir les portions de la culture qui renferment le plus d'Algues.

Pendant les jours suivants, lorsque les filaments chercheurs allongés ne rencontrent plus aucune Algue à la périphérie, ils s'anastomosent entre eux. En même temps, le faux tissu *t* devient de plus en plus serré et les parois de tous les filaments commencent à s'épaissir.

Environ un mois après le semis, le faux tissu se différenciait nettement du côté opposé à la lame de verre en formant une sorte de carapace qui est venue recouvrir peu à peu les mélanges de filaments plus étroits et d'Algues devenues gonidies. C'est le début de ce qu'on peut appeler le tissu de bordure.

Mais, à partir de ce moment, l'épaississement du thalle rend impossible l'examen microscopique de toutes ses parties diverses sur la lamelle. Ce n'est que sur les bords du Lichen en voie de formation que l'on peut assister à la production graduelle du faux tissu de bordure et à l'épaississement de plus en plus grand de tous les filaments.

La culture ayant été sacrifiée cinquante jour après le semis, alors que le Lichen constituait sur la lamelle de verre un petit thalle très net d'un vert pâle et parfaitement limité, une coupe mince a été faite à travers le thalle. C'est cette coupe que représente la figure 14 (pl. 5).

On voit que c'est déjà la structure d'un *Physcia parietina* de très petite taille, pris à l'état naturel. La culture suivie jour par jour a permis de voir, ainsi qu'on l'a dit plus haut, comment s'est formé le premier faux tissu recouvrant qui constitue en définitive le tissu extérieur du Lichen adulte (*b*, *b*, fig. 14), tandis que la couche à hyphes *h* (formée par

les autres parties des filaments devenus à parois épaisses) demeure plus lâche dans la partie moyenne du thalle et constitue à la périphérie un faux tissu qui vient se rattacher à l'autre par un tissu de bordure *b'* sur tout le pourtour du Lichen formé.

D'autres semis identiques faits en même temps que celui dont nous venons de suivre le développement, non sur une lamelle de verre, mais sur l'écorce stérilisée dans un flacon Pasteur, sont ceux qui ont donné un développement complet avec apothécies, tel que la culture dont les coupes sont représentées figures 15 et 16 (pl. 3). D'ailleurs, depuis le thalle différencié jusqu'à la formation des spores dans les asques, le développement du Lichen est bien connu ; je n'ai pas à décrire cette partie de l'évolution des tissus.

On peut donc se rendre compte maintenant, par ce qui précède, de la formation complète du thalle du *Physcia parietina* et on a pu suivre de quelle manière se constitue l'association de l'Algue et du Champignon.

2° *Remarques au sujet des épaississements des hyphes des Lichens.* — On sait que les filaments des Lichens ont des parois extrêmement épaisses ; c'est le cas du *Physcia parietina* et M. Nylander a même insisté sur ce caractère pour soutenir que les Lichens diffèrent totalement des Champignons ascomycètes. C'est, en effet, un caractère très remarquable et la section des hyphes présente presque toujours deux cercles concentriques, l'un très petit interne qui limite la membrane et le protoplasma, l'autre beaucoup plus grand, qui limite le contour externe de la membrane. Du reste, au moyen de divers réactifs colorants, il est facile de voir par transparence les minces filets de protoplasma logés dans les tube épais de cellulose.

Mais, lorsque les Lichens sont en culture dans de l'eau ou dans de l'air très humide, cet épaississement de la membrane des filaments est beaucoup moindre et n'est pas plus

grand que celui constaté ordinairement chez les Champignons ascomycètes qui ne constituent jamais de Lichens. Nous venons de voir, du reste, en étudiant l'évolution du *Physcia*, que pendant les premiers temps du développement cet épaississement ne se produit pas. C'est seulement lorsque l'association s'est établie avec différenciation, lorsque le faux tissu est déjà constitué en partie, que cet épaississement des membranes s'accentue.

C'est dans le but d'observer l'épaississement des filaments que j'ai tenté, comme M. Möller, de cultiver les Lichens sans Algues dans un milieu nutritif (mélange de gélatine et de jus de pruneaux constituant un substratum solide).

Ces cultures étaient faites dans des tubes tels que celui que représente plus haut la figure 2. J'ai pu obtenir avec des cultures de spores de *Physcia parietina* seules, dans ce milieu, un assez grand développement du Champignon, constituant un faux tissu, et j'ai constaté que l'épaississement des membranes des filaments se faisait beaucoup plus tardivement et était moindre que dans les cultures avec Algues.

En outre, des cultures par synthèse de la même espèce, prises à un état analogue à celui que représente la figure 13 (pl. 4), ne résistaient pas à la dessiccation dans une chambre où l'état hygrométrique était égal à 0,35, tandis que les cultures analogues à celles que représente la figure 14 (pl. 5) supportaient cette dessiccation et remises dans l'air humide repassaient à l'état de vie active.

De toutes ces expériences, il faut conclure que l'épaississement des filaments et leur groupement en faux tissu joue un rôle important dans la constitution des Lichens au point de vue de leur résistance à la dessiccation.

3° *Développement et structure de plusieurs autres genres de Lichens.* — Je n'ai pas pu suivre jour par jour le développement des autres Lichens obtenus par synthèse et j'ai dû me contenter, soit d'étudier les premières phases du développement sur la lamelle de verre, soit de constater la marche de la diffé-

renciation, en sacrifiant des cultures de plus en plus âgées.

Pour le *Parmelia Acetabulum* et le *Physcia stellaris*, le développement m'a paru tout à fait analogue à celui qui a été décrit plus haut, sauf au point de vue des relations entre l'Algue et les filaments crampons; ainsi, dans le *Physcia stellaris*, il se forme des groupes de gonidies entourées toutes à la fois par un revêtement de nombreux crampons.

Dans tous les cas, c'est toujours des filaments renflés que m'a semblé provenir le faux tissu recouvrant; dans tous les cas, les filaments chercheurs d'abord déliés, allongés et séparés, se sont peu à peu anastomosés et ont formé en partie la couche à hyphes médullaires.

Les espèces saxicoles sont encore plus difficiles à suivre dans leur évolution. Parmi elles, cependant, j'ai pu observer avec quelque détail la formation de l'association chez le *Lecanora sophodes*. Chez cette espèce, les *Pleurococcus*, qui devenaient les gonidies, s'agglomèrent en grand nombre et il s'opère rapidement une différenciation très grande entre les filaments dont les uns forment un épais faux tissu sans aucune gonidie, tandis que les autres enveloppent une grande masse de gonidies très serrées au milieu desquelles se ramifient des filaments très fins, souvent difficiles à apercevoir.

Quant aux gonidies formées par des *Trentepohlia*, il n'est pas rare de les voir formées par la désagrégation des filaments de ces Algues qui peuvent s'isoler les unes des autres ou se décomposer en articles.

4° *Essai sur la culture des Lichens avec des Algues différentes de celles qui forment les gonidies du Lichen.* — J'ai essayé de faire des cultures pures en associant la spore du Lichen germant à une Algue différente de celle qui constitue les gonidies normales du Lichen (1) et même à des protonémas de Mousses. Je ne dirai qu'un mot de la première de ces

(1) G. Bonnier, *Germination des spores de Lichens sur des Algues différant des gonidies du Lichen* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, année 1888, p. 541).

tentatives; quant à la seconde, ses résultats ont été exposés ailleurs (1).

J'ai obtenu plusieurs associations en prenant diverses spores de Lichens sur des *Trentepohlia*. La figure 18 (pl. 5) représente le début d'une de ces cultures qui, dans quelques cas, ont pu être poussées jusqu'à la désagrégation des filaments de l'Algue et jusqu'à la formation du faux tissu des hyphes, mais qui ne m'ont jamais donné de fructifications.

Les essais faits avec des Algues relativement beaucoup plus grandes, comme les *Vaucheria* (voy. fig. 10, pl. 2), n'ont même jamais pu être poussés jusqu'à la formation du faux tissu. Parfois les filaments issus de la spore de Lichen se renflent singulièrement au contact de l'Algue en s'anastomosant irrégulièrement sans l'englober complètement. C'est ce que j'ai obtenu en essayant d'associer le *Physcia parietina* au *Trentepohlia aurea* (fig. 17, pl. 5).

CONCLUSIONS

Il résulte des recherches précédentes que l'on peut obtenir par synthèse, en culture pure, le développement complet d'un grand nombre d'espèces de Lichens.

Dans plusieurs cas, ce développement a pu être suivi jour par jour. On voit alors comment les Algues deviennent les gonidies du Lichen et comment les filaments issus de la spore du Champignon se différencient, s'épaississent et se soudent pour donner les hyphes du Lichen, les tissus de bordure et les apothécies où se forment les spores.

(1) G. Bonnier, *Germination des spores de Lichens sur les protonémas des Mousses* (*Revue générale de botanique*, t. I, n° 4, p. 165, avec une planche, 1889).

BIBLIOGRAPHIE

Baranetzky. — *Beiträge zur Kenntniss des selbständigen Lebens der Flechtengonidien* (*Pringsheim's Jahrbücher*, t. VII, p. 1).

De Bary. — *Ueber d. Keimung einiger grosssporiger Flechten* (*Pringsheim's Jahrbüch.*, t. V, p. 201, 1866, 1867).

— *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten.* Leipzig, 1866, p. 291.

G. Bonnier. — *Recherches expérimentales sur la synthèse des Lichens dans un milieu privé de germes* (*Comptes rendus de l'Ac. des sciences*, 15 nov. 1886).

— *Culture des Lichens à l'air libre et dans un milieu privé de germes* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXIII, p. 546, 1886).

— *La constitution des Lichens* (*Journal de Botanique*, 15 février 1887).

— *Germination des spores de Lichens sur les protonémas des Mousses* (*Rev. gén. de bot.*, t. I, n° 4, p. 165, 1889).

Bornet. — *Recherches sur la structure de l'Ephebe pubescens* Fr. (*Ann. des sc. nat.*, 3e série, 1852, t. XVIII, p. 156).

— *Description de trois Lichens nouveaux* (*Mémoires de la Soc. des sciences naturelles de Cherbourg*, 1856, t. IV, p. 231).

— *Recherches sur les gonidies des Lichens* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XVII, p. 45, 1873).

— *Deuxième note sur les gonidies des Lichens* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XIX, p. 316, 1874).

Famintzine et Baranetzky. — *Zur Entwickelungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten* (*Mémoires de l'Académie de Saint-Pétersbourg*, 7e série, t. XI).

Forssell. — *Studier öfver Cephalodierna* (*K. sverig. vet. Akad.*, t. VIII, n° 3, 1883).

Frank. — *Ueber die biologische Verhältnisse der Thallus einiger Krustenflechten* (*Cohn : Beiträge*, 1876, t. II).

Fuisting. — *De nonnullis apothecii Lichenum evolvendi rationibus.* Berlin, 1865.

FUISTING. — *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen* (*Bot. Zeitung*, 1868).

E. FRIES. — *Lichenographia europ.* Lund., 1831 (p. XX et LVIII).

TH. FRIES. — *Lichenographia scandinavica*, 1871.

KNY. — *Ueber die Entwickelung des Thallus von Lichina pygmæa* Ag. *und deren Beziehung zu Rivularia nitida* Ag. (*Soc. Mun.*, 21 nov. 1874).

KRABBE. — *Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Cladoniaceen* (*Ber. der deutsch. Bot. Gesellschaft*, février 1883).

LINDSAY. — *Mem. on the Spormogones and Pycnides of filamentous, fruticulose and foliaceous Lichens* (*Transact. Roy. Soc. of Edinb.*, t. XXII, p. 280).

— *Mem. on the Spermogones and Pycnides of crustaceous Lichens*, (*Ibid.*, t. XXVIII, p. 189).

MÖLLER (Alf.). — *Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen.* Münster, 1887.

MÜLLER (Dr J.). — *Principe de classification des Lichens des environs de Genève* (voy. aussi *Flora*, 1872, p. 90).

NYLANDER. — *Animadversio de theoria gonidiorum algologica* (*Flora*, 1870, p. 52).

— (Voy. aussi *Flora*, 1872 à 1884).

REES. — *Entstehung der Flechte Collema glaucescens* (*Mémoires de l'Académie de Berlin*, 1871, 26 octobre).

SACHS. — *Zur Entwickelungsgeschichte des Collema bulbosum* Ach. (*Botanische Zeitung*, 1855).

SCHWENDENER. — *Ueber die wahre Natur der Flechten* (*Verhandlungen der Schweizerchen naturforschenden Gesellschaft*, 9-11 sept. 1867).

— *Untersuchungen ueber den Flechtenthallus* (*Nägeli : Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, t. IV, p. 195, 1868).

— *Ueber die Beziehung zwischen Algen und Flechtengonidien* (*Botanische Zeitung*, 1868, p. 289).

— *Die Algentypen der Flechtengonidien.* Basel, 1869.

— *Erörterung zur Gonidienfrage* (*Flora*, 1872, nos 11, 12, 13, 15).

SPEERSCHNEIDER. — *Ueber Anatomie und Entwickelung der Hagenia ciliaris* (*Botanische Zeitung.*, 1853, p. 705 et 1854, p. 486).

STAHL. — *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten*, I et II. Leipzig, 1877.

TREUB. — *Onderzoekingen over de Natuur der Lichenen*. Leyde, 1873 (*Nederl. Kruidk. Arch.*, 2e série, t. I).

— *Lichenencultur* (*Bot. Zeit.*, 1873, p. 722).

TULASNE. — *Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens* (*Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XVII, 1852).

WALLROTH. — *Naturgeschichte der Flechten*. Francfort, 1825.

WORONINE. — *Sur les gonidies du Parmelia pulverulenta* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XVI, p. 317).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 1.

Fig. 1. Culture sur écorce, à l'air libre, de *Physcia stellaris* où le semis s'est développé en même temps que d'autres Lichens (Gr. 3, 5 : 1).

Fig. 2. Culture pure sur roche de *Lecanora coilocarpa* (Gr. 2 : 1).

Fig. 3. Culture pure sur écorce de *Physcia stellaris*, faite comparativement à la culture à l'air libre que représente la figure 1 (Gr. 3, 5 : 1).

Fig. 4. Culture pure sur écorce de *Physcia stellaris*, var. *leptalea* (?) (Gr. 3, 5 : 1).

Fig. 5. Culture pure sur écorce de *Physcia parietina*, avec apothécie (Gr. 3, 5 : 1).

Fig. 6. Culture pure sur écorce de *Physcia stellaris*, var. *tenella* (Gr. 3, 5 : 1).

Fig. 7. Culture pure sur roche de *Lecanora sophodes*. Aspect du début de la formation du thalle (Gr. 2 : 1).

Fig. 8. Culture sur écorce, à l'air libre, de *Physcia parietina*, où il s'est développé en même temps d'autres Lichens.

Planches 2, 3, 4 et 5.

Fig. 9 (Pl. 2). Germination de spores de *Physcia parietina*, dans une culture pure, sans Algues.

Fig. 10 (Pl. 2). Culture de *Lecanora subfusca* sur *Vaucheria sessilis*. — *s*, *s*, *s*, spores de *Lecanora*; *f*, filaments provenant de la germination de ces spores; *v*, fragment du *Vaucheria*.

Fig. 11 (Pl. 2). Synthèse du *Physcia parietina* en culture pure, faite en cellule close. Début de la culture. — *s*, *s*, spores de *Parmelia* commençant à germer; *p*, *p*, *Protococcus viridis* provenant d'une culture pure sur plâtre, et semé avec les spores précédentes (Gr. : 500 diamètres).

Fig. 12 (Pl. 3). Synthèse du *Physcia parietina* (suite). La même culture que la précédente cinq jours après. — *s*, *s*, spores ayant germé; *r*, *r*, filaments renflés et cloisonnés; *f*, *f*, filaments chercheurs; *c*, *c*, *c*, filaments crampons; *p*, *p*, Algues qui n'ont pas encore été atteintes par les filaments (Gr. : 500 diamètres).

Fig. 13 (Pl. 4). Synthèse du *Physcia parietina* (suite). La même culture dix jours après. — *t*, *t*, faux tissu formé par la cohérence et la soudure des filaments renflés *r*, dont quelques-uns commencent à recouvrir une partie du Lichen; *c*, *c*, *c*, filaments crampons; *f*, *f*, filaments chercheurs. Les Algues, toutes englobées par ces derniers, se multiplient (Gr. : 500 diamètres).

Fig. 14 (Pl. 5). Synthèse du *Physcia parietina* (suite). Fragment de la même culture quinze jours après. — *t*, *t*, faux tissu devenu recouvrant et se différenciant à l'extérieur (*b*, *b*) en un faux tissu de bordure; *b'*, faux tissu de bordure non encore complètement différencié; *h*, filaments épaissis et devenus des hyphes; *g*, *g*, cellules de *Protococcus*, légèrement modifiées dans leur forme et devenant les gonidies du Lichen (Gr. : 500 diamètres).

Fig. 15 (Pl. 3). Synthèse du *Physcia parietina*. Fragment d'un thalle fructifié de cette espèce obtenu par synthèse, en culture pure sur fragment d'écorce. — *b*, faux tissu de bordure supérieur; *g*, couche à gonidies; *h*, hyphes; *a*, faux tissu de bordure inférieur; *f*, *f*, filaments en houppes (Gr. : 130 diamètres).

Fig. 16 (Pl. 3). Coupe passant par une apothécie du Lichen obtenu par synthèse et représenté figure 15.

Fig. 17 (Pl. 5). Renflements des filaments de *Physcia parietina* au contact du *Trentepohlia aurea*.

Fig. 18 (Pl. 5). Commencement de la culture de *Lecanora atrorufa* sur des filaments de *Trentepohlia umbrina* (?). — *s*, spores germant ; *f*, filaments provenant des spores ; *t*, cellules de l'Algue.

DU

MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX

CHEZ LES PLANTES AQUATIQUES SUBMERGÉES

Par M. Henri DEVAUX.

INTRODUCTION

La plupart des auteurs qui ont étudié les échanges gazeux chez les végétaux se sont à peu près exclusivement bornés au cas des plantes aériennes ; ils ont eu, de la sorte, à tenir compte de bien des éléments complexes au milieu desquels il est fort difficile d'apprécier la part qui revient à chaque facteur. J'ai pensé que l'étude des échanges gazeux au point de vue purement physique serait plus facile chez les plantes aquatiques submergées ; chez ces plantes, en effet, une grande simplification apparaît dans la structure et dans les fonctions générales : il n'y a plus ou presque plus de stomates, ni de cuticule, et quant à la transpiration, elle est abolie par la nature même du milieu.

Les causes principales de la complexité disparaissent donc en grande partie, du moins pour ce qui est de la plante. Le milieu apporte, il est vrai, une difficulté spéciale qui tient à l'état de dissolution des gaz. Mais ce facteur n'appartient pas à la plante ; son influence rentre dans le domaine de la physique pure et, à ce titre, peut être étudiée dans un vaste champ d'expériences où l'on aura beaucoup plus de chances d'arriver à des résultats précis.

A ces considérations générales il faut ajouter celle-ci, que l'indépendance des éléments cellulaires est ici beaucoup plus grande que chez les plantes aériennes : ce qui fait que la connaissance de la manière dont les échanges gazeux se

produisent chez les plantes submergées doit nous apporter des données nouvelles sur les échanges gazeux qui existent entre la cellule et son milieu.

La plupart des plantes aquatiques submergées que j'ai étudiées appartenaient aux végétaux supérieurs et possédaient par conséquent un système de lacunes internes très étendu. Les gaz ne peuvent jamais *pénétrer* dans ces plantes qu'en traversant directement les parois à l'état de solution (1); mais pour *sortir*, ils peuvent suivre deux voies distinctes : soit garder la forme dissoute et se diffuser ainsi vers l'extérieur à travers les parois ; soit prendre celle de bulles libres qui s'échappent par les ouvertures naturelles ou accidentelles que peut présenter la plante. Ce dernier mode de sortie était facile à observer : aussi a-t-il été reconnu de très bonne heure et même on l'a considéré pendant fort longtemps comme la seule forme normale de sortie des gaz, en particulier pour l'oxygène produit dans le travail de l'assimilation chlorophyllienne.

I. — HISTORIQUE.

L'observation de bulles dégagées par une plante plongée sous l'eau, faite par Bonnet, en 1769, n'a rien à faire avec le sujet dont nous occupons, car Bonnet opérait sur des plantes terrestres, et c'était seulement des bulles superficielles qui se dégageaient alors.

C'est seulement en 1849 que Cloez et Gratiolet reconnurent le dégagement régulier de bulles chez les plantes aquatiques submergées exposées à la lumière (2) : l'analyse des gaz dégagés leur ayant montré une proportion parfois considérable d'azote, ils crurent que ce gaz provenait de la substance même de la plante et que, pendant l'assimilation chlorophyllienne, la décomposition du gaz carbonique donnant de l'oxygène était toujours accompagnée d'une décomposition interne

(1) Voy. un peu plus loin (p. 40) la restriction qu'il faut apporter à ces données, à cause des atmosphères superficielles.

(2) *Ann. physique et chimie*, 1849, XXXII, 41.

spéciale qui produisait de l'azote; pourtant ils reconnurent que l'air dissous dans l'eau ambiante joue un certain rôle dans le phénomène, car, à mesure que le dégagement se continue dans la suite des jours, le gaz obtenu devient de moins en moins riche en azote; et, si l'eau est renouvelée, au contraire, sa teneur en azote est augmentée. Pour expliquer cette action, ils supposèrent que d'un côté la plante absorbait sans cesse ce gaz et se l'assimilait en le combinant à sa substance et que de l'autre elle en rejetait continuellement par une décomposition inverse; ils essayaient ainsi d'expliquer, par des transformations chimiques extraordinairement rapides d'un gaz ordinairement inerte, ce qui n'était au fond que le résultat d'une simple circulation gazeuse absolument passive.

La question entra dans une phase nouvelle lorsque Boussingault, justement préoccupé de l'origine réelle de cet azote, entreprit, en 1861, une série de recherches restées classiques (1). Il vérifia d'abord l'impossibilité de faire dégager aux plantes de l'oxygène privé d'azote : en employant de l'eau bouillie additionnée de gaz carbonique, il restait toujours dans l'oxygène obtenu quelques centièmes d'azote qui pouvaient raisonnablement être attribués à la décomposition même de la substance de la plante, selon l'hypothèse de Cloez et Gratiolet; mais Boussingault soupçonnait l'eau bouillie dont il se servait de n'être pas absolument privée d'azote; il fit une expérience à blanc qui lui démontra que cette eau renfermait en effet une proportion très notable de ce gaz, pouvant aller jusqu'à 3 pour 100, et qu'il était impossible de lui enlever par l'ébullition. C'est alors qu'il institua ces séries de recherches mémorables dont la conclusion principale fut « qu'il n'y a pas d'azote produit dans la décomposition du gaz carbonique (2) ». L'azote mêlé à l'oxygène dégagé provenait donc de l'extérieur et *était entré dans la plante;* mais il est curieux de voir que l'importance du premier résultat ait alors complètement empêché les observateurs de considérer ce qu'il y

(1) *Ann. sc. nat.*, 4e série, 1861, 5.
(2) Page 26.

avait d'étrange dans l'allure de ce gaz qui ne rentrait d'un côté que pour sortir de l'autre ; la question ne fut même pas posée.

Nous ne citerons que pour mémoire la réfutation de Cloez et Gratiolet (1863) (1) ; ces auteurs défendent leur ancienne théorie du dégagement d'azote par les plantes, mais sans entrer dans aucune expérience nouvelle. Par contre, ils démontrent clairement, *au moyen de plantes aquatiques vivantes*, que, dans des conditions normales, il n'y a dégagement ni d'oxyde de carbone, ni d'hydrogène carboné par les plantes, ainsi que l'avait cru Boussingault; ces gaz provenaient de l'action de la chaleur qu'il employait concurremment avec le vide pour extraire les gaz à la fois de l'eau et des plantes.

En 1866, M. Van Tieghem fit des observations précises sur la manière dont les bulles se dégagent à la lumière (2) : toute ouverture accidentelle, quel qu'en soit le lieu, peut servir d'orifice de dégagement ; celui-ci résulte toujours d'un excès de pression intérieure ayant pour origine la production de l'oxygène à la lumière; il se continue parfois pendant des heures entières à la lumière diffuse et même à l'obscurité complète. La cause de ce dernier phénomène avait échappé d'abord à l'auteur, qui le regarda comme un effet inductif de l'énergie solaire dont l'effet antérieur allait s'épuisant peu à peu.

Du reste, à ce moment-là, les connaissances sur la diffusion des gaz à travers les membranes continues étaient encore toutes nouvelles : le premier travail de Graham sur la diffusion colloïdale date en effet de 1866 (3). En 1868, Barthélemy essaya d'appliquer ces notions nouvelles à la physiologie des plantes terrestres (4) ; et il est surprenant de voir qu'après un très petit nombre d'expériences, il ait cru pouvoir non

(1) *Ann. sc. nat.*, 4e série, 1863, 181.

(2) *Bull. Soc. bot.*, 1866, 412. — Voy. aussi *Bull. Soc. bot.*, 1869, 159, et *Comptes rendus Ac. sc.*, LXV (1867), 867 et LXIX (1869), 531.

(3) *Ann. chim. et phys.*, 4e série, 1867, III, 497. — *Annuaire scientif.* de Dehérain, 1867. — *Philosophical Transactions*, 1867.

(4) *Comptes rendus Ac. sc.*, 1868. — *Ann. sc. nat.*, IX, 292.

seulement affirmer la diffusion à travers les membranes végétales, mais encore donner pour la vitesse de divers gaz des coefficients très voisins de ceux indiqués par Graham pour le caoutchouc. Quoi qu'il en soit, ces expériences n'avaient été faites que sur des plantes terrestres, et seulement au moyen de gaz libres situés de part et d'autre de la paroi diffusante; elles ne pouvaient donc s'appliquer aux plantes aquatiques, bien que l'auteur ait essayé plus tard de généraliser ses conclusions (en 1874) (1), en cherchant à appliquer à l'ensemble des végétaux sa théorie de la *diffusion cuticulaire* sans, du reste, citer aucune expérience à l'appui.

Le travail important de N.-C.-O. Müller (2), qui parut dans l'intervalle (1870), n'est qu'une simple description de faits bien observés, où l'auteur démontre que le dégagement des bulles répond toujours à un excès de pression interne, comme l'avait déjà dit M. Van Tieghem, et se produit, soit à la lumière, soit *à l'obscurité*, toutes les fois qu'on augmente la température ou qu'on diminue la pression extérieure. Ce même auteur a également recherché le mode de pénétration des gaz à l'intérieur des plantes, mais ses recherches semblent n'avoir porté que sur des plantes terrestres.

Nous ne pouvons que citer les recherches toutes récentes de M. Mangin sur ce même sujet (3), car ces recherches ont eu aussi surtout pour objet les plantes aériennes, et, dans tous les cas, n'ont jamais porté que sur des gaz libres; l'auteur a démontré que la diffusion de ces gaz est beaucoup plus rapide à travers la cuticule des *Potamogeton* qu'à travers celles des plantes terrestres, et qu'en outre cette cuticule, même chez cette plante aquatique, est toujours recouverte de cire, ce qui diminue notablement les échanges gazeux.

Si nous récapitulons rapidement les diverses phases par

(1) *Ann. sc. nat.*, XIX, 131.

(2) *Jahrbücher für wissensch. Bot. von Pringsheim*, 1870.

(3) *Recherches sur la pénétration des gaz dans les plantes* (*Annales de la science agronomique française et étrangère*, I, 1888).

lesquelles est passée la question qui nous occupe, nous voyons que Boussingault a montré que la quantité considérable d'azote, constatée par Cloez et Gratiolet, dans l'oxygène dégagé par les plantes sous forme de bulles, ne provient pas de la plante, mais bien de l'air dissous dans l'eau ; et pour ce qui est du lieu et de la cause directe du dégagement de ces bulles, M. Van Tieghem a fait voir que ce lieu était toujours accidentel, et répondait toujours à un excès de pression intérieure, tandis que les recherches de Müller, parues un peu après, montraient les circonstances naturelles dans lesquelles se produisait ce dégagement.

Pénétration générale des gaz dissous à travers les parois de la plante, libération et sortie par des déchirures, tel est le résumé de la question où l'ont laissée ces auteurs ; et c'est en partant de là que Barthélemy a cru pouvoir appliquer aux plantes aquatiques submergées sa théorie de la *diffusion cuticulaire* qui n'était déjà pourtant pas suffisamment démontrée pour les plantes aériennes.

Vers 1880, M. Merget, déjà bien connu par ses belles expériences de physique physiologique sur le passage des gaz a travers les stomates des plantes aériennes (1), entreprit d'aborder l'étude des échanges gazeux des plantes aquatiques submergées, et fit dès l'abord une découverte d'une importance capitale. Guidé par des considérations théoriques, M. Merget reprit sur des êtres vivants les expériences faites par M. Gernez sur des corps inertes (2) ; il reconnut ainsi que tous les êtres aquatiques, animaux et végétaux, sont constamment enveloppés d'une couche gazeuse adhérente qui subsiste indéfiniment sous l'eau (3). Cette couche est, il est vrai, si mince, qu'elle est absolument invisible dans les conditions

(1) Merget, *Compt. rend. Ac. sc.*, 1877, I, 376 et 959. — *Revue internationale des sc.*, 1878. — *Mém. Acad.* Caen, 1878.

(2) Gernez, *Compt. rend. Ac. sc.*, 1866, II, 883 ; 1867, I, 606. — *Annales scientifiques de l'Ecole normale supérieure*, 1875.

(3) Merget, *Assoc. française pour l'Av. des sc., Congrès de Reims*, 1880. — *Soc. des sc. phys et nat. de Bordeaux*, 1882.

ordinaires, mais M. Merget a pu révéler son existence par des expériences ne laissant aucun doute. Dès lors, les plantes aquatiques possédant des gaz libres à la fois à l'intérieur et à l'extérieur, se trouveraient dans des conditions analogues à celles que subissent les plantes aériennes; le milieu liquide n'intervient plus qu'indirectement dans la diffusion, car c'est dans l'atmosphère adhérente que se diffusent à la fois les gaz que l'eau tient en dissolution et ceux qui sont contenus dans le système lacuneux du végétal. M. Merget admit tout d'abord qu'il y a passage direct des gaz à travers les ouvertures normales ou accidentelles que présente très fréquemment la surface épidermique des végétaux submergés; plus tard, à la suite des recherches d'Exner (1), reprises et étendues par lui, M. Merget admit un passage facile et purement mécanique à travers les parois végétales, pourvu qu'elles fussent très minces; or l'amincissement des parois, chez les plantes aquatiques, est une règle générale, et M. Merget put obtenir en faveur de son hypothèse de nombreux résultats expérimentaux (2).

Grâce à l'ensemble de ces recherches, M. Merget a pu donner, pour le mécanisme des échanges gazeux, une explication simple et tout aussi probante pour les plantes aquatiques que pour les plantes aériennes.

C'est d'après les conseils de M. Merget que j'ai entrepris des recherches sur cette question, et j'ai pensé que l'étude directe des échanges gazeux, faite indépendamment du rôle que joue l'atmosphère adhérente, devait en tout cas fournir des résultats importants.

Considéré à ce point de vue, le travail entrepris était entouré de grandes difficultés, surtout parce qu'il était nécessaire de mener de front des travaux de physique pure et de physiologie, afin de les contrôler mutuellement ; on pardonnera donc

(1) Voy. *Physique de Violle*, p. 992.

(2) Voy. *loc. cit.* et *Journal d'hist. nat. de Bordeaux*, 1883. — Cassaët, *De la pathogénie des accidents de l'air comprimé* (*Thèse Bordeaux*, 1886). — Merget, *Thèse médecine*, 29 déc. 1888.

peut-être à ces recherches ce qui s'y trouve nécessairement d'incomplet en les regardant comme le premier essai fait pour prendre *des mesures directes de tous les échanges gazeux physiques d'une plante aquatique submergée.*

II. — APPAREILS EMPLOYÉS.

J'ai fait mon possible pour employer des méthodes très simples, évitant la complication des appareils qui apporte si souvent des erreurs graves, pour rechercher le plus possible à ne faire entrer seulement que les facteurs dont je voulais étudier l'action. Je décrirai ces méthodes au fur et à mesure qu'elles se présenteront. En fait d'appareils un peu compliqués, je n'en ai employé que deux, l'un destiné à l'extraction des gaz de l'eau, l'autre à faire les analyses.

1. *Appareil d'extraction des gaz.* — C'est l'appareil classique qui sert à l'extraction des gaz du sang : une pompe à mercure d'Alvergniat est reliée à un ballon à long col par un tube de gros diamètre, entouré d'un réfrigérant ascendant, tandis que le ballon lui-même est plongé dans un bain-marie d'eau chaude ; dans cet appareil tous les joints sont à fermeture hydraulique, ce qui empêche absolument la rentrée de l'air une fois le vide complet effectué. Lorsqu'on a commencé à faire le vide partiel, on détermine par une tubulure latérale du ballon, munie d'un tube à robinet, la rentrée d'un peu d'eau qui se met aussitôt à bouillir en s'échauffant dans le bain-marie ; les vapeurs abondantes ainsi produites chassent les dernières traces d'air dans le récipient de la pompe à mercure d'où on les rejette au dehors. L'appareil est alors prêt à fonctionner, et c'est par cette même tubulure latérale que l'eau, dont on veut extraire les gaz, est directement aspirée dans une éprouvette graduée au moment où on ouvre le robinet du tube correspondant.

Je dois ici faire mention d'une difficulté spéciale qui s'est présentée dès le début de ces recherches. Après avoir fait le plus complètement possible l'extraction des gaz d'un volume

déterminé d'eau ordinaire, j'avais laissé l'appareil pour m'occuper de l'analyse des gaz extraits. En revenant à l'appareil un moment après, je fus surpris de trouver un volume assez notable d'un gaz qui, analysé, se trouva être très riche en gaz carbonique. Laissé tel quel, l'appareil me donna le lendemain une nouvelle et notable proportion d'un gaz qui se trouvait être du gaz carbonique presque pur. Ayant examiné la pompe avec soin, j'acquis la certitude qu'elle ne laissait entrer ni l'eau, ni l'air, et que ce gaz ne pouvait provenir que du contenu même du ballon.

Ce fait s'est produit constamment dans le cours de mes recherches toutes les fois que j'ai dû extraire les gaz de l'eau ordinaire (voy. p. 126). J'ai pensé qu'il devait être dû à l'existence de bicarbonates et de sulfates calcaires dans cette eau; et, dès lors, qu'il suffirait d'employer de l'eau distillée aérée pour l'éviter absolument.

C'est ce que l'expérience a pleinement vérifié : en deux ou trois coups de pompe, il est facile d'extraire tous les gaz de cette eau, surtout si la température du bain-marie est un peu élevée (60 à 80 degrés). Je sais, du reste, que tous les auteurs qui ont entrepris d'extraire les gaz des eaux naturelles ont eu à se heurter contre cette difficulté : nous avons vu que Boussingault n'a pu réussir à chasser complètement ces gaz par l'ébullition, et les recherches nombreuses des chimistes qui se trouvaient à bord du *Challenger* (1), ainsi que de beaucoup d'autres, ont montré que l'extraction totale est réellement fort difficile toutes les fois que l'eau contient des substances fixes en dissolution.

2. *Appareil à analyse des gaz.* — C'est le même appareil que celui qui a permis à MM. Bonnier et Mangin de faire leurs belles recherches sur la respiration des végétaux (2). Cet

(1) *Report on the scientific results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years* 1873-76 (*Physics and Chemistry*), vol. I, p. 103 et 160.

(2) Voy. G. Bonnier et L. Mangin, *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, 1885, t. XVIII, p. 293).

appareil a été légèrement modifié par ses auteurs, en ce sens que le mercure est poussé dans le tube capillaire gradué, par un piston mû par une petite manivelle. Schématiquement, l'appareil se réduit à une pompe terminée par un long tube capillaire gradué ; l'ouverture libre de ce tube capillaire vient s'ouvrir sous le mercure d'une petite éprouvette profonde, et c'est par cette ouverture que les gaz et les réactifs sont introduits ou rejetés.

Cet appareil est donc très simple et d'un maniement facile ; les analyses se font par absorption de l'acide carbonique par la potasse, et de l'oxygène par le pyrogallate. Convenablement manœuvré, cet appareil donne des analyses d'une précision extrême : le tube capillaire est divisé en 600 divisions ; mais, avec l'habitude, j'ai pu apprécier bien souvent les dixièmes de division ; ceci porte l'appréciation des analyses à $\frac{1}{10000}$ environ, résultat qui n'avait encore jamais été atteint. J'ai pu apprécier ainsi et mesurer à peu près la quantité si faible de gaz carbonique qui se trouve dans l'air, et ceci sur un volume total ne dépassant pas un tiers de centimètre cube. Voici par exemple le détail de deux analyses faites le 20 juillet, vers midi :

AIR DU LABORATOIRE :

	Nombre de divisions lues sur l'appareil.	Différences indiquant.		Composition centésimale.
Volume initial.....	501,0	1,8	de CO^2...	0,36
Après la potasse....	499,2	102,7	— O.. ..	20,50
Après pyrogallate...	396,5	396,5	— Az....	79,14

AIR PRIS A L'EXTÉRIEUR :

	Nombre de divisions lues sur l'appareil.	Différences indiquant.		Composition centésimale.
Volume initial.....	503,2	0,2	de CO^2...	0,04
Après la potasse....	503,0	103,6	— O.. ..	20,59
Après pyrogallate...	399,4	399,4	— Az....	79,37

Ces deux analyses donnent pour les compositions centésimales des chiffres assez voisins, si ce n'est pour le gaz carbonique; mais ce qui démontre que ce gaz existait réellement suivant l'excès trouvé dans l'air du laboratoire, c'est que, si on le réduit à 0,04 pour 100, on trouve par le calcul 20,56 d'oxygène et 79,40 d'azote, chiffres presque identiques à ceux que donne l'analyse de l'air extérieur (1). Ces deux analyses se contrôlent donc mutuellement. Toutefois un tel degré de précision demande une grande habitude de ce genre d'analyses; ce n'est qu'après en avoir fait plusieurs centaines que je suis arrivé à apprécier les quelques dix-millièmes de gaz carbonique existant dans l'air, et tous ceux qui ont pratiqué ce genre de travail comprendront qu'il n'y a là rien de surprenant.

Le temps nécessaire pour faire une analyse n'excède pas un quart d'heure et je suis arrivé à les faire couramment en moins de dix minutes. Le volume de gaz ordinairement employé était d'environ un tiers de centimètre cube; mais j'ai pu faire des analyses exactes sur des volumes ne dépassant pas $\frac{1}{50}$ de centimètre cube.

Cet appareil de MM. Bonnier et Mangin présente donc l'avantage très précieux de permettre l'analyse de très petites quantités de gaz, en très peu de temps, avec une très grande précision : c'est un instrument de mesures qui devient indispensable pour toutes les recherches analogues à celles que j'ai poursuivies. On verra dans la suite de ce travail que ces qualités si particulières m'étaient absolument nécessaires pour analyser rapidement les très petites quantités de gaz que j'avais à ma disposition.

3. *Éprouvette graduée à piston.* — Je dois signaler ici un

(1) Cette proportion d'oxygène dans l'air libre peut paraître un peu faible; mais elle rentre dans les moyennes les plus récentes données par les recherches précises de Morley; cet auteur indique comme minima 20,455 et comme maxima 20,989 (*Journal de physique*, 1878, IX, 213).

petit instrument qui m'a été très commode pour recueillir et mesurer les petits volumes de gaz dégagés par les plantes. C'est une petite éprouvette graduée, modifiée de la manière suivante : le corps de l'éprouvette est un tube de verre gradué *ee'* ouvert aux deux extrémités (fig. 1); la partie infé-

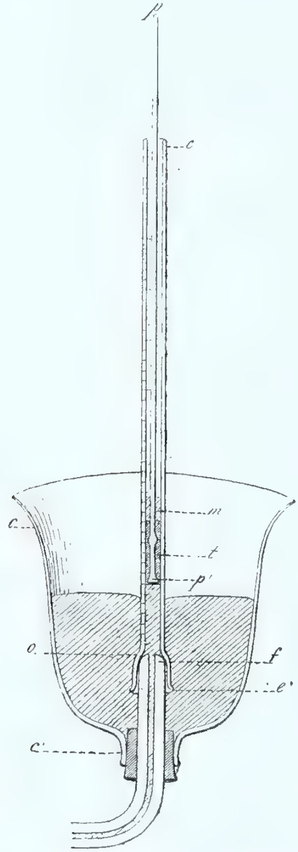


Fig. 1. — Éprouvette graduée à piston, placée sur la cuvette à mercure de la pompe d'Alvergniat. — *ee'*, tube gradué; *pp'*, tige du piston; *t*, corps du piston.

rieure *e'* est légèrement évasée en tube un peu plus large, destiné à coiffer l'extrémité libre du tube *f* capillaire de l'appareil à analyse décrit précédemment; le reste est parfaitement cylindrique. Dans ce tube glisse, à frottement très doux, un piston formé d'une tige de verre pleine *pp'*, entouré à son

extrémité d'un petit tube de caoutchouc *t* formant la partie frottante du piston sur le corps de pompe. Un semblable système tient parfaitement le vide parfait, quand l'extrémité inférieure est fermée par le doigt, si on a la précaution de garder un peu d'eau ou de mercure au-dessus du piston *m*. Le diamètre interne est assez faible (4 à 5 millimètres) pour que 1 centimètre cube produise une longueur totale de plus de 5 centimètres, ce qui permet d'apprécier avec la plus grande facilité les cinquantièmes de centimètre cube et même les centièmes.

Supposons qu'avec ce petit appareil on veuille mesurer 1 ou 2 centimètres cubes de gaz recueillis dans le corps de pompe de l'appareil d'Alvergniat : on plonge la partie inférieure évasée de l'éprouvette dans le mercure de la cuvette *cc'* de cet appareil, de manière à coiffer l'ouverture de sortie des gaz (*o*, fig. 1); puis en aspirant avec le piston, on remplit la totalité du tube avec du mercure. Il suffit alors d'ouvrir avec précaution le robinet de la pompe pour voir le gaz se dégager dans le tube gradué en déplaçant le mercure. On bouche l'ouverture inférieure avec le doigt, et, après avoir porté sur la cuvette de l'appareil à analyse, on abaisse le piston jusqu'à égaliser les niveaux à l'extérieur et à l'intérieur. On lit le volume sur le tube gradué; puis on coiffe le bout libre du tube capillaire de l'appareil à analyse par la portion évasée de l'éprouvette, et, en abaissant doucement le piston, on amène le gaz en contact avec l'ouverture de ce tube capillaire; il suffit alors d'y aspirer ce gaz pour pouvoir procéder ensuite à l'analyse à la manière ordinaire.

On voit que l'avantage de cette forme d'éprouvette graduée est tout entier dans la mobilité de sa partie fermée, mobilité qui permet d'amener le gaz dans une région rétrécie où la mesure des volumes est très précise, puis de le ramener dans une région élargie, voisine de l'ouverture, d'où on le retire facilement. Le piston permet de joindre les avantages d'une éprouvette étroite à ceux d'une large éprouvette, car il promène l'index gazeux d'une région à l'autre à volonté.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

1° *Simplicité de structure des plantes aquatiques.* — Les plantes aquatiques submergées, que je me suis particulièrement proposé d'étudier, sont des plantes vasculaires; on sait que chez les plantes qui leur sont voisines par leurs affinités systématiques, mais qui sont terrestres, les vaisseaux sont en général très développés, abondants; ici, au contraire, ils sont comme atrophiés, très peu nombreux, parfois même détruits de bonne heure et remplacés par des espaces pleins d'air. Il en est de même des fibres et de tous les tissus si richement différenciés des plantes terrestres : *la plante entière est presque exclusivement formée par du tissu cellulaire n'ayant subi pour ainsi dire aucune différenciation*

L'*épiderme*, en particulier, n'est guère caractérisé que par sa position à l'extérieur et par la juxtaposition intime de toutes ses cellules ; il ne possède qu'une cuticule très mince et qui tend à disparaître à mesure que l'habitat aquatique devient plus exclusif; les stomates y sont le plus souvent absents et, quand ils existent, ils sont rares et sans aucune utilité pour la plante. Par contre, cet épiderme présente généralement de la chlorophylle dans ses cellules, ce qui est une modification importante au point de vue physiologique.

C'est surtout dans l'organe principal des échanges gazeux, dans la *feuille*, que s'observe bien la simplification générale que nous venons de signaler : le limbe s'y réduit parfois à ses deux épidermes, en dehors de la nervure médiane (*Elodea*, fig. 10); plus souvent, un tissu cellulaire lâche se trouve entre les deux assises épidermiques, et forme des mailles plus ou moins larges, de telle sorte qu'il existe un réseau de lacunes qui communiquent toutes ensemble non seulement dans la feuille, mais encore dans tout le végétal.

2° *Atmosphère interne des plantes aquatiques.* — Du reste, c'est en quelque sorte une caractéristique des plantes vivant

dans l'eau de posséder à un haut degré de développement ces espaces aérifères ramifiés à l'infini qui apportent presque à chaque cellule, si éloignée qu'elle soit, *de l'air gazeux* dans lequel elle respire comme une cellule de plante aérienne; il n'est qu'un petit nombre de cellules qui, chez ces plantes, n'ont pas au moins une portion de leur surface libre en contact avec une surface gazeuse, de sorte qu'il est assez vrai de dire que, *par l'intérieur*, les plantes que nous étudions sont peu différentes des plantes aériennes au point de vue des échanges gazeux. Il n'y a que leurs cellules épidermiques qui, par leur position, se trouvent en contact avec le milieu extérieur, et encore même, grâce aux atmosphères superficielles, il n'y a bien souvent qu'un contact indirect avec l'air dissous dans l'eau; en tous cas, vers l'intérieur, elles conservent souvent leurs relations avec l'air libre des lacunes, par exemple chez l'*Elodea*, où de petites lacunes en forme de prismes à quatre faces courent entre les cellules de l'épiderme et forment à l'intérieur de la feuille, vue de face et vivante, une série de lignes noires parallèles et serrées (fig. 5).

L'atmosphère interne est donc d'une grande importance chez ces plantes; elle est véritablement un *milieu intérieur* avec lequel la plupart des éléments vivants du végétal effectuent leurs échanges gazeux, et son étude doit nous donner de précieux renseignements sur ces échanges. Cette étude, pour se faire méthodiquement, doit commencer tout d'abord par chercher *comment les gaz internes se renouvellent*, par quelle voie et avec quelle rapidité.

Lorsque nous saurons exactement quelle sorte d'équilibre existe normalement entre l'atmosphère libre intérieure et l'atmosphère dissoute extérieure, nous pourrons entreprendre l'étude plus délicate des *échanges gazeux de la cellule* avec son milieu, étude qui comprendra la manière dont les gaz arrivent à la cellule, et leur pénétration à travers sa membrane jusqu'aux particules vivantes, aux éléments mêmes du protoplasma.

PREMIÈRE PARTIE

Échanges gazeux entre l'air des lacunes et le milieu ambiant.

Cette première étude étant particulièrement longue et difficile, j'en ai partagé l'exposé en plusieurs chapitres distincts. Dans un premier chapitre, j'étudie le milieu en lui-même ; cette étude s'imposait, car ce milieu contient les gaz sous une forme physique très spéciale. Dans le chapitre suivant, je recherche le mode de pénétration ou de sortie des gaz par une méthode purement expérimentale, en considérant la plante comme un appareil physique d'échanges gazeux. Dans le troisiè e chapitre, je considère les conditions naturelles dans le quelles s'effectuent ces échanges, afin de vérifier et de généraliser, à la fois par des observations et par des expériences, les données obtenues dans la première partie.

CHAPITRE PREMIER

DU MILIEU EXTERNE AU POINT DE VUE DES GAZ QU'IL CONTIENT

Une exposition bien nette de l'état actuel de nos connaissances sur les relations des liquides avec les gaz est assez difficile à faire sans entrer dans quelques détails, à cause de la nature même des relations que nous devons considérer. Bien des questions appartenant au domaine de la physique pure y sont encore non élucidées ; et j'ai dû parfois entreprendre des recherches personnelles pour éclairer tel problème dont la solution m'était absolument nécessaire.

Quant aux connaissances que l'on possède sur les solutions gazeuses considérées comme milieu d'un grand nombre d'êtres vivants, aucun auteur n'a cherché à les réunir pour en former

une théorie générale. J'ai essayé de le faire dans ce qui suit, et, si cette introduction paraît un peu longue, j'espère qu'on voudra me le pardonner, à cause de l'importance du sujet pour la biologie générale ; il est certain, du reste, que sans une semblable introduction, l'exposé de mes recherches eût été à peu près impossible à faire d'une manière compréhensible.

Division de cette étude.

La connaissance du milieu comprend trois questions :

1° Dans quelles proportions les gaz se trouvent-ils dans l'eau ?

2° Chez tous les êtres aériens, animaux ou végétaux, les échanges gazeux sont dominés par la pression propre des gaz ambiants. Peut-on trouver une *définition* de la *pression propre d'un gaz dissous* qui permette d'exprimer d'une manière simple les échanges gazeux des êtres vivants dans l'eau ?

3° Enfin les plantes étudiées renfermant des gaz libres séparés du milieu par une paroi continue, il est nécessaire de considérer d'abord le cas plus simple où le gaz libre n'est séparé du liquide par aucune paroi ; quelles sont les conditions d'équilibre d'une bulle libre sous l'eau et comment s'y opèrent les échanges gazeux ?

Ces trois questions peuvent se résumer sous les titres suivants : 1° *solubilité ;* — 2° *pression propre ;* — 3° *bulle sous l'eau.*

1° *Solubilité.*

Lorsqu'un gaz est placé sous une pression déterminée en présence d'un liquide, il se dissout jusqu'à ce qu'un équilibre spécial existe entre le gaz et sa solution. Dans cette solution, le gaz n'a pas gardé son état : il est réellement *liquéfié*, aussi bien qu'un morceau de sucre le serait dans l'eau ; on a pu s'en assurer d'après la densité des solutions gazeuzes et aussi par la quantité de chaleur dégagée pendant la solution. Cette remarque a son importance, comme nous le verrons plus loin.

Les lois de la solubilité, énoncées par Henry et Dalton, peuvent se résumer en une seule qui est la suivante :

A une température donnée, il existe un rapport constant β *entre le volume* v *du gaz dissous, mesuré sous la pression extérieure* H *après l'absorption, et le volume* V *du liquide absorbant. Si plusieurs gaz sont en présence du même liquide, chacun d'eux se dissout comme s'il était seul.*

Le rapport constant :

$$\beta = \frac{v}{V}$$

est ce qu'on appelle le *coefficient de solubilité* du gaz dans le liquide considéré. Si $V = 1$, on a $\beta = v$; c'est-à-dire que le coefficient de solubilité indique la quantité v de gaz dissoute dans l'unité de volume.

On remarquera sans doute que dans cette expression la pression n'est pas représentée; mais on peut l'introduire, s'il en est besoin. Si le volume v, dont la pression est H, était répandu dans un volume *libre* égal à V, sa pression deviendrait h et l'on aurait :

$$vH = Vh$$

Des deux égalités précédentes on tire facilement les deux suivantes :

$$h = H\beta \quad (1) \qquad\qquad v = V\beta \quad (2)$$

Ces formules permettent de calculer sans aucune difficulté soit le volume v du gaz qui doit se dissoudre dans un liquide de volume V, mesuré sous la pression finale H; soit la pression H sous laquelle s'était effectuée la solution du volume v de gaz dans le volume V de liquide. Ces deux problèmes se sont souvent présentés dans la série de ces recherches.

Le coefficient de solubilité dans l'eau varie avec la nature du gaz et avec la température; voici les valeurs trouvées par Bunsen (1) pour le gaz que nous avons à considérer :

(1) Voy. *Traité de physique*, par M. Violle, p. 913.

	Az	O	CO^2
0°.......	0,02035	0,04114	1,7967
5°.......	0,01794	0,03628	1,4497
10°.......	0,01607	0,03250	1,1847
15°.......	0,01478	0,02989	1,0020
20°.......	0,01403	0,02838	0,9014

De ceci résulte que la composition centésimale de l'air dissous dans l'eau doit être très différente de celle de l'air libre ; voici en effet ces deux compositions centésimales vers 15 degrés :

Air libre.		Air dissous.	
CO^2.....	0,04	CO^2.....	2,19
O.......	20,80	O.......	33,98
Az......	79,16	Az......	63,82

Il y a plus d'oxygène que dans l'air et même le gaz carbonique, grâce à sa grande solubilité, y est en proportion notable, tandis que dans l'air il n'y en a que quelques dix-millièmes. Ces remarques sont importantes à faire comme nous le verrons plus tard. Il est même très intéressant de remarquer qu'une proportion de 2 pour 100 de gaz carbonique dans l'air libre suffit pour que l'air dissous contienne une proportion de plus de 50 pour 100 de ce gaz.

2° *Pression propre.*

Le mot *force élastique d'un gaz dissous dans un liquide* n'a aucun sens par lui-même ; mais, pour pouvoir exposer simplement les résultats expérimentaux trouvés dans ce travail, nous appellerons *force élastique d'un gaz dissous dans un liquide la force élastique que ce gaz devrait avoir dans l'atmosphère qui surmonte le liquide pour qu'il y ait équilibre.*

1. *Hypothèse sur la constitution des solutions gazeuses.* — On considère assez souvent un liquide comme un milieu saturé de ses propres vapeurs, ou plutôt comme un corps *poreux* liquide dans lequel les vapeurs sont à l'état de saturation continuelle.

Nous pouvons étendre cette hypothèse aux solutions gazeuses et supposer que le corps que nous appelons gaz se trouve en partie à l'*état liquide* et en partie à l'état réellement *gazeux* dans les espaces laissés libres entre les particules liquides, assimilant ainsi complètement le liquide à un corps poreux. Si cette hypothèse était exacte, la force élastique du gaz contenu dans ces canaux ramifiés que laissent entre elles les particules liquides devrait être égale, pour qu'il y ait équilibre, à la force élastique du gaz qui surmonte le liquide, et par conséquent serait justement ce que nous appelons la force élastique propre du gaz dissous.

2. *Porosité des liquides.* — A côté donc de la *solubilité* des liquides pour les gaz, nous devrions considérer leur *porosité* (1). Or, il existe un fait important qui confirme la nécessité de cette distinction, car l'étude de la diffusion des gaz à travers la masse d'un liquide (2) montre que les deux seuls facteurs spéciaux aux liquides sont : l'un un coefficient β qui n'est autre que le coefficient de solubilité propre au liquide et au gaz, l'autre le facteur $\frac{1}{\sqrt{d}}$ qui correspondrait à la porosité et serait indépendant de la nature du liquide : ce dernier facteur est le seul qui existe pour la diffusion à travers une lame de graphite, et Graham appelle celle-ci une diffusion *intermoléculaire*, ce qui témoigne qu'il la considère comme s'effectuant dans les espaces que laissent les molécules entre elles.

Faisons remarquer que les dimensions des espaces inter-

(1) Cette notion de la porosité est indépendante de l'état de mouvement ou de repos que l'on suppose aux molécules liquides.

(2) M. Wroblewski a étudié la marche de la diffusion pendant les premiers instants du phénomène (voy. le *Traité de physique* de M. Violle, t. I, p. 995, où se trouvent les renseignements bibliographiques). Ses recherches s'accordent avec celles d'Exner (*id.*, 993), et la vitesse de diffusion des gaz peut s'exprimer par la formule simple $v = K\frac{\beta}{\sqrt{d}}$. Pour plus de détails, voyez à la page 77), et surtout à la page 170 où nous montrons que, dès que l'effet du coefficient β de solubilité est annulé, les vitesses relatives sont comme dans l'air.

moléculaires ne peuvent varier sensiblement que sous des actions d'une puissance colossale, se mesurant par centaines et peut-être par milliers d'atmosphères. Au plus profond des océans leur diminution est extrêmement faible, puisque la compressibilité de l'eau n'est que de $\frac{1}{150}$ environ pour 1000 atmosphères. Inversement, pour dilater d'une quantité même très petite les espaces intermoléculaires, on a calculé, d'après certaines données de la capillarité, qu'il faudrait faire agir une force d'expansion dans ces espaces dépassant plusieurs centaines d'atmosphères. En un mot, dans les circonstances ordinaires, les dimensions des *pores intermoléculaires sont sensiblement invariables.*

3. *Déplacement des gaz dissous.* — Puisque à l'intérieur de ces pores il existe, par hypothèse, des gaz libres, ces gaz devraient toujours avoir la même force élastique que les gaz extérieurs. Mais les espaces contenant ces gaz libres étant extrêmement petits, les gaz ne peuvent s'y mouvoir qu'avec une lenteur extrême : on a reconnu en effet que, lorsque le liquide est immobile, il faut plusieurs jours, des mois parfois quand la masse est profonde de quelques décimètres, pour qu'un gaz libre nouveau, mis en présence du liquide, se mette en équilibre complet avec lui (2).

4. *Sursaturation.* — Grâce à la lenteur des déplacements des gaz dans les pores du liquide et à l'invariabilité des dimensions de ces pores, toutes les fois qu'une variation brusque de la pression du gaz extérieur aura lieu, ce ne sera que par une variation très lente que la pression du gaz extérieur pourra se remettre en équilibre avec la première. C'est à cette lenteur de la diffusion des gaz au sein de leurs solutions que nous devons rapporter les phénomènes de *sursaturation;* la force élastique peut avoir un excès de pression de plusieurs atmo-

(1) Voy. *Comptes rendus de l'expédition du* Challenger.
(2) Voy. Graham, *Ann. de chimie*, 1850, XXIX, 197.

sphères dans les espaces intermoléculaires sans que le gaz puisse sortir, à cause de la résistance énorme qu'il y aurait à vaincre pour les dilater. Nous aurons à considérer bien souvent cet intéressant phénomène dans le cours de notre étude; mais je dois signaler tout particulièrement l'immense intérêt qu'il présente, en permettant d'obtenir une solution gazeuse à l'intérieur de laquelle les forces élastiques, telles que nous les avons définies, sont *plus grandes* que celles des gaz libres contenus dans l'atmosphère qui surmonte le liquide. (Pour plus de détails, voyez à la page 101.)

5. *Échanges gazeux avec une surface libre.* — Aucune bulle ne peut librement apparaître au sein d'une solution sursaturée, car toute bulle assez petite est comme écrasée par l'attraction moléculaire. Mais partout où les pores viennent s'ouvrir librement à l'extérieur, un courant actif tend à rétablir l'équilibre des forces élastiques. C'est ce qui a lieu à la surface même de la solution; mais l'immobilité du liquide et le peu de surface rendent ce départ tellement lent que l'eau sursaturée, par exemple, de gaz carbonique, peut être laissée à l'air libre dans un vase un peu profond, et garder un goût piquant même au bout de plusieurs jours (1). Mais si, au contraire, on agite vivement la solution avec l'air, des bulles nombreuses multiplient énormément les surfaces libres, tout en renouvelant les couches, et l'effet complet est obtenu en quelques instants. Toutes les fois qu'il s'agit soit de dissoudre un gaz, soit au contraire de le libérer rapidement, il ne faut pas oublier cette grande importance des surfaces libres et du renouvellement des couches.

6. *Atmosphères superficielles.* — C'est ici, à propos du départ des gaz de leurs solutions sursaturées, que nous devons parler d'un cas spécial présenté fréquemment par les plantes

(1) M. Gernez, dans un tube de 40 centimètres de long et de 15 millimètres de diamètre, a pu constater (au moyen d'un simple fil de platine qui s'y recouvrait de bulles) que la même solution restait sursaturée de gaz carbonique pendant plus de six mois.

aquatiques, et qui semble en contradiction avec l'hypothèse que nous admettons. Chacun sait que l'eau de Seltz, versée dans un verre, donne des bulles nombreuses qui montent sans cesse de la masse du liquide, même après que le bouillonnement initial a cessé. Ces bulles ne se produisent pas, comme on pourrait le penser, *au sein du liquide*, elles naissent *exclusivement sur les parois*, et seulement dans des points où une mince couche d'air est restée fixée, formant ce qu'on appelle une *atmosphère superficielle;* ce sont ces atmosphères superficielles qui existent aussi sur les plantes aquatiques et dont nous avons déjà parlé. M. Gernez, qui a étudié le premier ces intéressants phénomènes (1), a démontré que ces petites couches gazeuses adhérentes peuvent être enlevées à l'aide de lavages convenables, et qu'alors l'eau de Seltz la plus saturée ne donne plus une seule bulle de gaz sur les parois du vase ainsi *lavé*. C'est alors que, l'équilibre ne pouvant plus se faire que par la surface, la solution reste sursaturée pendant un temps très considérable. Ici donc, les faits, loin de contredire l'hypothèse, la confirment.

3° *Bulle sous l'eau.*

Lorsqu'une bulle s'est formée dans de l'eau sursaturée d'air aux dépens d'une atmosphère superficielle, quelle est sa composition gazeuse? Est-ce la même que celle de l'air dissous, 33 pour 100 d'oxygène et 67 pour 100 d'azote? Ou bien celle de l'air libre, 21 pour 100 d'oxygène et 79 d'azote?

La théorie et l'observation démontrent que ce ne peut être et que ce n'est réellement que de l'air ayant la composition normale, $\frac{21\ \mathrm{O}}{79\ \mathrm{Az}}$ pour 100. C'est ce que nous exprimerons de la manière suivante :

Pour qu'une bulle gazeuse soit en équilibre indéfini avec le

(1) *Comptes rendus Ac. sc.*, 1866, II, 883; 1867, I, 606. — *Société de physique*, 1873, 8 à 13. — *Annales scientifiques de l'École normale supérieure*, 1875.

liquide qui la contient, il faut et il suffit que les forces élastiques des gaz soient égales dans la bulle et dans le liquide ambiant. Une bulle est, en effet, une portion limitée de l'atmosphère, incluse au sein de la solution.

Nous aurons à appliquer ce principe lorsque nous aurons à considérer la composition de l'atmosphère interne des lacunes, atmosphère qui ne diffère essentiellement d'une bulle que par l'existence de parois continues la séparant du milieu (voy. p. 100).

1. *Influence de la pression.* — Une bulle plongée sous l'eau aérée subit les variations de la pression extérieure par l'intermédiaire de l'eau. Si la pression extérieure augmente, son volume diminue, et la pression devient plus grande dans la bulle que dans l'eau ambiante; aussitôt son gaz libre se dissout dans cette eau, et la bulle diminue sans cesse jusqu'à extinction. Si, au contraire, c'est une diminution de la pression extérieure qui a lieu, la bulle grossit et se détache bientôt pour venir crever à la surface; de sorte que *les bulles adhérentes aux parois du vase jouent toujours le rôle de régulateurs de la saturation de l'eau.*

2. *Influence de la profondeur.* — Si nous supposions qu'une bulle libre existât à 10 mètres de profondeur, dans de l'eau aérée, la pression y serait de 2 atmosphères (1). Mais l'eau ambiante en libre communication avec la surface, grâce à la porosité du liquide, contient un air qui n'a pas d'autre pression propre que celle de l'air extérieur, c'est-à-dire 1 atmosphère; il en résulte que la bulle, puisqu'elle contient de l'air à 2 atmosphères, doit se dissoudre continuellement dans l'eau ambiante jusqu'à extinction complète. Ceci a lieu en effet même pour de faibles profondeurs : j'ai vérifié expéri-

(1) Elle serait même certainement de plus de deux atmosphères, car la *tension superficielle* de l'eau la comprime toujours; cette compression est d'autant plus forte que la bulle devient plus petite, et il arrive un moment où, grâce à elle, celle-ci disparaît subitement, comme j'ai eu l'occasion de l'observer au microscope.

mentalement qu'une pression d'eau de 10 à 12 centimètres détermine une dissolution continue de l'air quand l'eau qui l'entoure est librement aérée.

On peut même dire que, par suite de la compression directe du liquide, jamais une bulle ne pourrait rester en équilibre indéfini *sous* l'eau, comme nous l'avons exprimé plus haut, si ce n'est dans le cas où une bulle étant sur les parois d'une éprouvette pleine de liquide se trouve au-dessus de la surface libre de ce liquide.

Un cas bien instructif sur l'influence de la profondeur est celui des eaux de la mer. Nous avons indiqué plus haut l'énorme résistance des pores intermoléculaires aux pressions les plus considérables, en citant particulièrement le cas des grandes profondeurs des océans; l'eau de ces profondeurs est aérée et contiendrait alors de l'air libre dans ses espaces intermoléculaires; mais ceux-ci étant à peu près incompressibles, cet air devrait être soustrait aux pressions énormes que l'eau subit; en même temps, la diffusion, aidée par ces grands courants qui brassent les eaux de la mer souvent à de grandes profondeurs, tendrait à établir l'égalité des pressions propres dans toute la masse. Si notre hypothèse est exacte, on doit donc trouver que les eaux profondes ne diffèrent pas beaucoup de celles de la surface au point de vue des tensions gazeuses.

J'ai voulu vérifier une conclusion si importante, non seulement comme preuve de la théorie, mais encore pour la biologie générale tout entière. En consultant les Comptes rendus des *explorations sous-marines*, j'ai trouvé des analyses détaillées des gaz des eaux profondes (1); ces analyses démontrent, en effet, que ces gaz sont à peu près dans la même proportion,

(1) *Report on the scientific results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years* 1873-76 (*Physics and Chemistry*), vol. I, p. 139 à 197 et 222 à 227. — On trouve dans ce rapport un grand nombre de tableaux d'analyses, montrant la composition des gaz retirés des eaux superficielles ou profondes, et la proportion absolue dans laquelle ils s'y trouvent, exprimée en centimètres cubes et par litre. — Il arrive en général que ces eaux contiennent, surtout dans les profondeurs, *moins* d'oxygène que ne l'indiquerait la température des couches; mais les écarts, dus à la respiration des êtres qui y vivent et à

absolue et *relative*, que dans les eaux de la surface, bien qu'on ait dit parfois le contraire; 1 litre d'eau, prise à 5000 mètres de profondeur, ne diffère pas notablement de 1 litre d'eau prise à la surface, au point de vue des gaz dissous. De telle sorte que, d'après notre définition, la force élastique de l'air contenu dans les eaux des grandes profondeurs est sensiblement la même que dans l'air libre; et que, dans notre hypothèse, l'atmosphère s'étend librement à plusieurs kilomètres de profondeur : *malgré l'énorme pression totale que subissent alors les êtres qui y vivent, ces êtres ne respirent qu'un air en tout semblable, au point de vue des pressions propres, à celui que respirent les êtres de la surface.*

3. *Influence de la température.* — En examinant le tableau des coefficients cités plus haut, on voit que la solubilité diminue très rapidement à mesure que s'élève la température. Si nous rapprochons de ce fait la difficulté avec laquelle se meuvent les gaz à l'intérieur de leurs solutions, nous en conclurons que la sursaturation doit se produire facilement pour une faible élévation de température. L'augmentation de la pression d'un gaz dissous est, en effet, très rapide, doublant de zéro à 30 degrés, tandis qu'il faudrait chauffer de 273 degrés le gaz libre pour obtenir le même effet. Pour un gaz dissous, une variation de température de 1 degré équivaut à 27 degrés pour un gaz libre, au point de vue de la variation des pressions propres.

Ces données ont une grande importance pour les conditions naturelles de vie des plantes submergées (voy. p. 135 et aussi p. 151 l'effet de la congélation).

4. *Composition de l'air libéré d'une eau par une diminution de pression.* — Nous avons vu qu'une bulle existant dans une eau normalement aérée doit nécessairement avoir la même composition que l'air extérieur; c'est là ce qui se produit

ce que les couches superficielles par où arrive le gaz sont plus chaudes, sont en général assez faibles. En tout cas, *jamais* l'aération des couches profondes n'est plus grande qu'à la surface.

quand l'eau est soumise à une très faible diminution de pression. Mais, lorsque le vide est fait entièrement, la totalité des gaz sort, et alors le gaz libéré contient 33 pour 100 d'oxygène au lieu de 21 pour 100. Entre ces deux extrêmes de la diminution de pression, il se libère un gaz qui contient d'autant plus d'oxygène que le vide est plus près d'être atteint. J'ai vérifié par l'expérience (3 octobre) qu'il en était bien ainsi; il m'a suffi de faire passer un courant d'eau aérée sans cesse renouvelée en présence d'une atmosphère limitée de gaz carbonique pur; l'air dissous s'y est d'abord libéré comme dans le vide, l'oxygène y étant dans la proportion de 33,2 pour 100 par rapport à la somme Az+O. Mais un quart d'heure après, cette proportion n'était plus que 32,1 pour 100; elle baissa ainsi successivement à 28,3—26,5—23,8, tendant évidemment à prendre une composition analogue à celle de l'air libre, à mesure que la pression propre des gaz libérés devenait plus considérable.

5. *Cas de l'eau sursaturée.* — La même chose a lieu toutes les fois que de l'eau en quantité indéfinie se trouve sursaturée en présence d'une atmosphère limitée. La sursaturation a pu se produire soit par une diminution directe de la pression extérieure, comme précédemment, soit par une augmentation de la température. Mais dans tous les cas la proportion d'oxygène libéré passe d'un maximum initial, correspondant au maximum de différence de forces élastiques, à un minimum final correspondant à une différence nulle, c'est-à-dire à l'égalité complète des pressions propres.

Résumé.

D'après l'hypothèse exposée plus haut, le milieu des plantes submergées, considéré au point de vue purement physique, contient les gaz dans un état très particulier; malgré la petite quantité d'air qui s'y trouve dissoute, et la différence de composition centésimale de cet air avec celui de l'atmosphère, la force élastique de cet air est, au sein de l'eau nor-

malement aérée, exactement la même que celle qui se trouve à l'extérieur; les lois de la diffusion des gaz au sein des liquides et nos propres expériences sont d'accord avec cette manière de voir; une très petite quantité d'air existe à l'état gazeux dans les pores intermoléculaires, tandis que le reste de l'air, c'est-à-dire la presque totalité, est à l'état liquide dans le dissolvant.

L'air libre est seul actif dans la diffusion, mais les pores intermoléculaires sont tellement petits que l'air s'y meut avec une lenteur extrême; par contre, leur résistance est tellement grande que cet air est complètement soustrait aux variations de la pression externe; et cela d'autant mieux que toute diminution de volume des espaces intermoléculaires ne peut que précipiter l'air gazeux à l'état liquide, à la façon de ce qui se produit pour les vapeurs saturantes. Il en résulte ce fait curieux que l'atmosphère où nous respirons se continue, en gardant sa pression propre, dans toutes les eaux naturelles et jusqu'au fond même des océans; et que tous les êtres, animaux et plantes, vivant dans les eaux, reçoivent l'oxygène à la même pression relative que les êtres terrestres.

L'invariabilité très grande des pores intermoléculaires empêche la formation libre de bulles au sein des solutions lorsque celles-ci sont soumises à une diminution de pression ou à une augmentation de température : c'est là l'explication du phénomène de la sursaturation. Lorsque des bulles se dégagent, c'est toujours en gonflant de très petites atmosphères existant normalement sur les corps solides immergés et appelées *atmosphères superficielles*.

Toute bulle existant à l'intérieur d'une eau aérée ne subsiste que si la force élastique de chaque gaz est la même à l'intérieur qu'à l'extérieur; une bulle obéit aux variations de la pression externe, tandis que les gaz dissous y sont soustraits; de là des conflits divers lorsque la pression et la température varient, conflits qui déterminent toujours des échanges gazeux entre la bulle et le liquide qui l'entoure.

Quand l'eau est sursaturée, le gaz libéré est d'autant plus

riche en oxygène que la différence de pression est plus considérable entre le gaz dissous et l'extérieur.

Remarque. — La théorie physique que nous avons admise, quoique parfaitement plausible, n'est pas absolument nécessaire, puisque l'expérience prouve directement les faits dont nous avons besoin; mais elle les relie d'une manière claire et nous avons trouvé commode de les exposer sous cette forme.

Nous connaissons maintenant la nature du milieu où sont plongées les plantes submergées et nous avons vu comment se comporte une bulle libre dans ce milieu; nous pouvons donc chercher comment se comporterait une bulle séparée du milieu par une cloison, un septum perméable, ce qui est le cas des plantes submergées; nous commencerons par chercher quelle est l'influence de ce septum sur les échanges, ce qui est l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA DIFFUSION A TRAVERS LES PAROIS DES PLANTES AQUATIQUES

1° *Préliminaires.*

Les plantes submergées ne possèdent pas de stomates, ou du moins ces ouvertures, lorsqu'elles existent, n'ont qu'un rôle à peu près insignifiant dans les échanges gazeux à cause de la nature même du milieu. Le corps tout entier est creusé d'un vaste système de lacunes normalement clos de toutes parts, et très ramifié ; l'air y forme une arborisation interne très étendue, complètement séparée du milieu par des parois ne laissant aucune ouverture normale, de telle sorte que les échanges gazeux entre le milieu externe, liquide, et le milieu interne, gazeux, ne peuvent se produire que par *diffusion à travers cette paroi*. C'est, on le voit, une diffusion très particulière que nous nous proposons d'étudier, celle d'un milieu liquide à un milieu gazeux à travers une membrane vivante (1).

(1) Voy. plus loin la note de la page 70.

Une semblable étude ne paraît pas avoir été essayée encore, même en physique pure, ce qui rend la difficulté d'autant plus grande dans le cas physiologique où nous devons nous placer. Avant de l'aborder, il est utile de considérer les méthodes employées déjà pour mesurer la diffusion, bien que ces méthodes n'aient servi que pour des plantes aériennes et pour des gaz libres.

1. *Coup d'œil sur les méthodes employées.* — Les méthodes employées jusqu'ici pour l'étude de la diffusion à travers les parois des plantes pêchent toutes par ce point fondamental que le gaz étudié ne suivait jamais dans les expériences un trajet semblable à celui qu'il suit dans les conditions naturelles; tantôt ce trajet était plus long, grâce à une épaisseur plus considérable des parties membraneuses étudiées, tantôt il se trouvait plus court par suite d'une épaisseur moindre de ces membranes. C'est ainsi qu'on a étudié le passage des gaz à travers l'*épaisseur totale* d'une feuille disposée en dialyseur, c'est-à-dire à travers deux épidermes et tout le parenchyme intermédiaire : telles sont les expériences de Garreau (1) et de Barthélemy (2). Plus récemment, M. Müller (3), se rapprochant plus des conditions naturelles, enlevait l'un des épidermes à la feuille avant de la disposer en dialyseur; il est évident qu'alors il tombait dans un autre inconvénient, puisqu'il blessait la plante d'une manière probablement assez grave pour modifier la diffusion subséquente. Enfin M. Mangin (4), dans les recherches récentes qu'il vient de publier sur ce sujet, étudie la diffusion à travers des portions de cuticule préparées par macération et placées comme paroi commune entre deux récipients contenant des gaz différents; les résultats qu'il a obtenus sont très précis pour le sujet qu'il considérait, et sont rendus très importants parce qu'il a pu en tirer ensuite

(1) Garreau, *Ann. des sc. nat.*, 1850.
(2) Barthélemy, *loc. cit.*
(3) Müller, *Jahrbücher für wissensch. Bot. von Pringsheim*, VII et IX (1873).
(4) Mangin, *loc. cit.*

sur des plantes vivantes des conséquences certaines sur le lieu réel de passage des gaz chez les plantes aériennes. Cependant d'une manière générale on peut dire que toutes les recherches précédentes, quoique ayant donné chacune des résultats fort intéressants en eux-mêmes, méritent le reproche que les conditions naturelles de passage n'étaient pas assez respectées, et qu'on agissait plutôt sur des portions très limitées d'organes que sur l'ensemble du corps végétatif; c'est sans doute par suite des difficultés très grandes que présentaient ces recherches spéciales (1), qu'on s'est attaché dans toutes les expériences à simplifier les conditions physiques, aux dépens des conditions physiologiques; mais je crois que c'est une faute, car les premières nous appartiennent en général beaucoup plus que les secondes.

J'ai cherché à réagir contre cette marche généralement suivie par mes devanciers, et c'est en partie pour cela que j'ai choisi un groupe de plantes présentant une grande simplicité de conditions physiologiques; j'ai regardé comme nécessaire d'étudier la diffusion *seulement sur une plante vivante*, aussi entière que possible, et de *ne faire suivre aux gaz que le trajet qu'ils suivent normalement pour entrer dans les lacunes et pour en sortir*, c'est-à-dire le passage à travers une ou plusieurs assises continues de cellules intactes. On comprend facilement toutes les difficultés que devaient imposer de telles conditions à l'étude entreprise, car une plante vivante ne peut subir impunément les manipulations auxquelles on soumet une simple membrane.

Cependant j'ai pu arriver à faire cette étude, dans les conditions demandées, d'une manière à peu près complète : j'ai dû d'abord, il est vrai, employer une méthode qui, sans

(1) Dans ses expériences sur les plantes aériennes, ou aquatico-aériennes, M. Merget a cependant pu agir sur des plantes vivantes et observer, par exemple, la sortie naturelle de la vapeur d'eau par les *stomates* d'une feuille intacte. Mais il faut dire aussi que les méthodes qu'il a employées se trouvaient très supérieures, par elles-mêmes, à tout ce qu'on avait essayé avant lui (voy. Merget, *loc. cit.*, et aussi *Mémoires Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux*).

faire la moindre blessure à la plante, exagérait pourtant la respiration d'une manière souvent considérable, et ceci montre qu'elle souffrait évidemment pendant l'expérience ; mais il est certain qu'aucun préjudice sérieux ne lui était causé, car toutes les plantes que j'ai cherché à conserver à la suite d'expériences répétées ont parfaitement survécu ; et quant à la respiration, j'ai pu en tenir un compte exact dans les résultats obtenus. Le contrôle de ces résultats m'a ensuite été apporté par des expériences et des mesures variées, qui respectaient si bien l'intégrité parfaite des tissus vivants que leurs fonctions restaient normales au moment même de l'expérience et que l'accroissement de la plante se continuait ensuite sans altération ; on verra que, dans ces expériences, ce que j'ai fait surtout varier ce sont les conditions *physiques*, qui m'appartenaient, tandis que j'ai ménagé le plus possible les conditions *physiologiques*, qu'il fallait garder intactes.

2. *Méthode employée.* — On sait la méthode employée par Graham pour faire la dialyse des gaz au moyen de membranes colloïdales telles que le caoutchouc : il fixait celle-ci sur une plaque poreuse limitant un récipient dans lequel il faisait le vide ; l'air filtrant à travers la membrane devenait plus riche en oxygène à cause de la vitesse moindre de l'azote. J'ai cherché à employer le même moyen, à faire le *vide à l'intérieur de la plante* pour obtenir, grâce à sa canalisation intérieure, une dialyse analogue à travers ses parois.

Pour monter ainsi une plante entière et vivante en dialyseur de Graham, on ne peut songer à adapter un tube de caoutchouc directement sur la tige, beaucoup trop délicate pour résister à cette action : il faut enfermer cette tige dans un tube à parois rigides, un tube de verre par exemple, et couler entre les deux un ciment qui ne fasse plus qu'un tout de l'ensemble ; la cavité du tube de verre continuant dès lors celle de la tige, il sera très facile d'adapter un tube de caoutchouc sans risquer de blesser la plante.

Pour réaliser ce système, j'ai choisi comme ciment une

solution de gélatine fusible à 30 degrés environ; une semblable solution forme à froid une masse solide assez résistante quoique élastique. Au lieu d'un simple tube de verre, dans lequel aurait glissé la masse de gélatine, j'ai employé un petit entonnoir *e* en verre, dans lequel la plante *p* est introduite à la manière d'un battant de cloche (fig. 2) ; la section *s* de la tige arrive à peu près au milieu de la partie tubulée de l'entonnoir. Ce dernier est ensuite fermé à sa partie inférieure, et la géla-

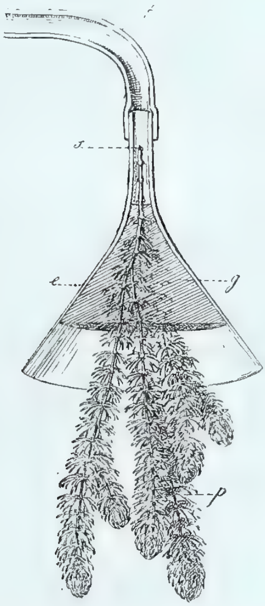


Fig. 2. — Inclusion d'une plante dans la gélatine. La section *s* de la tige se trouve isolée de l'extérieur par le bouchon conique *g* de gélatine solide.

tine fondue est versée jusqu'à la moitié à peu près de l'entonnoir. Mais auparavant on a noyé le tronçon de tige, inclus dans le tube de l'entonnoir, au moyen d'un peu de mercure, afin de préserver la section *s* de l'inclusion dans la gélatine. Par refroidissement, la masse liquide se solidifie ; le mercure est rejeté en ouvrant l'entonnoir à sa partie inférieure, et la plante se trouve alors emprisonnée dans un bouchon conique *g* de gélatine qui la sépare en deux portions : l'une, grande et libre du côté de la partie évasée de l'entonnoir et qui restera plongée

dans l'air libre ou dans l'eau aérée; l'autre, courte, s'ouvrant en *s* dans le tube de l'entonnoir qui la continue, par où le vide sera fait dans la plante. On comprendra tout l'avantage de la forme conique du bouchon de gélatine, si l'on considère que, dès que le vide commence, la masse entière forme soupape et s'applique intimement sur les parois de l'entonnoir, de sorte que toute entrée d'air libre est absolument interdite.

Ce mode d'inclusion respecte parfaitement l'intégrité des tissus, car la température de 30 degrés à laquelle on l'a faite est trop faible pour les altérer; d'autre part, la gélatine forme un moule parfait qui ne peut absolument blesser la plante, puisqu'il est coulé liquide et reste toujours de consistance un peu molle et élastique.

3. *Expérimentation.* — Pour faire une expérience, on adapte un tube *t* de caoutchouc à parois épaisses au tube de l'entonnoir et on le relie d'autre part à une pompe à mercure d'Alvergniat, dans laquelle on fait le vide. Comme le volume total interne de la plante et du tube est fort petit par rapport au volume du corps de pompe, le vide complet est obtenu en quelques instants dans la totalité de l'ensemble et on le laisse en place jusqu'à ce qu'on ait obtenu assez de gaz dans le corps de pompe pour faire une analyse.

Il peut sembler impossible au premier abord que le vide soit réellement fait dans l'intérieur de la plante; on croirait en effet que la pression barométrique doit écraser les tissus délicats de la plante, les coller l'un contre l'autre en faisant disparaître la cavité des lacunes; mais cela n'a pas lieu, comme l'ont prouvé les expériences, sans doute parce qu'ici les espaces libres sont capillaires, de sorte que la force de résistance des parois devient relativement considérable.

4. *Premiers essais. — Diffusion de l'air libre dans le vide à travers les parois.* — Le 8 novembre, un bouquet d'*Elodea*, disposé comme je viens de le dire, fut soumis au vide interne, mais laissé momentanément *dans l'air libre*. Au bout de deux

heures et demie je retirai $2^{cc},05$ d'un gaz dont voici la composition centésimale :

CO^2..................	2,95	
O..................	27,17	
Az..................	69,88	(1)

Cette composition est extrêmement différente de celle de l'air libre ; elle se rapproche plutôt de la composition de l'air retiré par le vide d'une eau aérée normalement. Une analyse immédiate de l'air du laboratoire me donna :

CO^2..................	00,00	
O..................	20,14	
Az..................	79,86	(2)

Il est probable que le gaz carbonique existait dans cet air ; mais cette fois l'analyse ne me l'a pas révélé, et ce n'est pas étonnant puisqu'il s'agit d'apprécier seulement des dix-millièmes.

En tout cas, il est certain que l'air n'en contenait que des traces, et cependant le gaz obtenu en contient près de 3 pour 100.

Cette première expérience est donc bien intéressante en ce sens qu'elle nous montre une augmentation considérable de la proportion du gaz carbonique et de l'oxygène par rapport à l'azote. Mais y a-t-il eu vraiment séparation partielle des éléments de l'air, grâce à des vitesses différentes de diffusion ; ou bien d'autres phénomènes sont-ils venus troubler celui que j'étudiais ?

J'avais expérimenté seulement au déclin du jour et dans un coin sombre du laboratoire, ce qui écarte dès l'abord la production d'oxygène par assimilation chlorophyllienne; et, du reste, d'où serait venu le gaz carbonique nécessaire non seulement à cette assimilation, mais encore à l'excès trouvé dans le gaz diffusé ?

Si l'assimilation chlorophyllienne est écartée, on pourrait penser que la plante contenait beaucoup d'oxygène et de gaz

carbonique en solution dans sa substance même, et que ces gaz ont été extraits par le vide ; en outre, la respiration pourrait suffire pour expliquer la production relativement considérable de gaz carbonique, et son action s'ajouterait à la précédente? Nous verrons que ces effets divers ont réellement lieu, mais que la diffusion existe aussi et les surpasse de beaucoup.

5. *Diffusion de l'air dissous.* — L'expérience précédente avait eu lieu en laissant les plantes dans l'air libre ; ces conditions me paraissaient défectueuses à priori, car l'air pouvait entrer par des ouvertures accidentelles et modifier la pureté du gaz entré réellement par diffusion. En outre, je désirais étudier la rentrée de l'*air dissous* (1) et non pas celle de l'*air libre* à travers les parois de la plante. A six heures et demie du soir, je plaçai l'entonnoir et l'*Elodea* dans de l'eau ordinaire sans cesser le vide. A sept heures et demie, c'est-à-dire au bout d'une heure, j'avais obtenu $0^{cc},42$ d'un mélange gazeux dont suit la composition :

CO^2..................	12,2	
O....................	22,0	
Az..................	65,8	(1)

Ici la proportion de gaz carbonique est devenue très considérable, celle d'oxygène est beaucoup moins forte que précédemment, quoique encore supérieure à celle de l'air, et celle d'azote a diminué aussi ; l'extraction et l'analyse des gaz de cette eau m'ont donné comme composition centésimale et comme forces élastiques relatives correspondantes (voy. p. 53) :

(1) Je dis *l'air dissous* parce que je considère les *atmosphères superficielles* comme faisant pour ainsi dire partie de la paroi diffusante ; j'étudie le passage des gaz à travers cette paroi sans me préoccuper pour le moment de sa constitution.

	Composition centésimale de l'air dissous.	Pressions relatives de l'air dissous.	
CO^2	7,53	0,14	
O	29,38	18,69	
Az	63,09	81,17	(2)

Pendant la nuit du 8 au 9 novembre (de sept heures et demie du soir à onze heures vingt minutes du matin, soit seize heures), la plante soumise au vide continu produisit $6^{cc},1$ de gaz, puisés dans l'eau et ayant la composition suivante :

CO^2	7,35	
O	26,21	
Az	66,44	(3)

6. *Réalité de la diffusion à travers les parois.* — Les résultats de ces deux expériences suffisent pour résoudre la question première, de savoir s'il y a diffusion. Le bouquet d'*Elodea* tout entier ne pesait que $1^{gr},15$ et ne contenait, comme j'ai pu m'en assurer, que tout au plus 10 centimètres cubes de gaz libres ou dissous ; or nous avons retiré, dans la nuit du 8 novembre, un volume gazeux égal à $6^{cc},1$, c'est-à-dire soixante fois plus que ne pouvait contenir la plante, et même plus de cinq fois le volume total de celle-ci.

Ce résultat permet d'écarter absolument l'hypothèse de petites atmosphères confinées dans les tissus et se libérant lentement dans les lacunes soumises au vide ; et ceci non seulement pour cette dernière expérience, où la plante était plongée dans l'eau aérée, mais encore pour la première, où elle était dans l'air libre. En outre, les conditions de l'expérience ont été telles, qu'il est impossible d'expliquer la rentrée du gaz obtenu, et surtout la modification trouvée dans sa composition, autrement que par une diffusion directe à travers les parois de la plante ; tout prouve donc que *la diffusion existe bien réellement dans nos expériences*, et même qu'elle modifie notablement la composition de l'air qui rentre, surtout lorsque c'est de l'air libre qui se trouve à l'extérieur ; l'analyse du

8 novembre montre, en effet, que le gaz diffusé contient 27,17 pour 100 d'oxygène, tandis que l'air ambiant n'en contenait que 20,14.

Ceci montre que l'oxygène se diffuse plus vite que l'azote à travers les parois de la plante, et même il est certain que le chiffre indiqué est trop faible, car la plante est bien vivante et par conséquent respire, absorbe de l'oxygène et rejette à la place du gaz carbonique, ce qui donne un chiffre trop fort pour ce dernier.

Comme toute diffusion gazeuse, celle-ci doit obéir à la loi des différences de pressions de part et d'autre de la paroi diffusante; quand la plante est placée dans l'eau, elle subit de la part de l'air dissous des pressions gazeuses que nous avons définies égales à celles de l'air libre; c'est justement parce que l'air diffusé dans ce cas a une composition voisine de celle observée dans le cas de l'air libre que nous avons donné cette définition. Cette analogie, si elle est démontrée par les expériences ultérieures, sera elle-même un nouveau fait en faveur de l'hypothèse que nous avons émise sur la constitution des solutions gazeuses, puisque, d'après cette hypothèse, les gaz de l'air dissous auraient les mêmes pressions propres que dans l'air libre. Malheureusement la respiration vient encore ici troubler le phénomène d'une manière variable, et masquer en partie la ressemblance des deux modes de diffusion.

2° *Influence perturbatrice de la respiration.*

La réalité de la diffusion dans nos expériences ressortira encore de tout ce qui va suivre; mais les troubles apportés par la respiration qui, comme nous le verrons, est alors beaucoup plus intense, semblent devoir enlever toute rigueur aux mesures que l'on voudra prendre, car une partie très notable du gaz, rentrée à l'état d'oxygène, se trouve transformée en gaz carbonique; cependant un raisonnement très simple va nous montrer qu'il n'y a pas là une impossibilité si réelle que cela paraît au premier abord.

Dans les phénomènes que nous étudions, il rentre par minute, d'un côté de la membrane, un certain volume d'oxygène, un autre de gaz carbonique, un troisième d'azote ; de l'autre côté de la membrane, il sort dans le récipient un volume d'oxygène moindre qu'à l'entrée ; mais le rapport $\frac{CO^2}{O}$ étant voisin de l'unité, ce qui manque d'oxygène est à fort peu près représenté par un égal volume de gaz carbonique en excès sur celui qui existait à l'entrée ; le volume total du mélange reste donc le même, et, conséquence importante, la proportion d'azote dans le mélange n'est pas non plus changée. Je dis que cette conséquence est importante, car, en réalité, elle nous donne le moyen d'apprécier *la vitesse relative de diffusion de l'azote de l'air à travers la paroi des plantes sans nous préoccuper de la respiration.*

Le problème se posait maintenant sous une forme bien définie et facile à résoudre :

1° Rechercher si la proportion d'azote qui se diffuse à travers la plante est constante ;

2° Si elle l'est, comparer cette proportion avec celle de l'air dialysé à travers diverses sortes de membranes, afin de juger si une semblable diffusion n'existe pas dans le domaine de la physique pure.

1. *Recherches sur la proportion de l'azote dans le gaz diffusé.* — Je ne citerai tout d'abord que les résultats d'expériences de peu de durée, car j'ai reconnu que la pression propre du gaz carbonique diffusé pouvait devenir assez grande pour modifier ces résultats lorsque l'expérience durait plus de douze à quinze heures (voy. p. 70). Ces expériences ont été faites comme celles des essais préliminaires :

21 novembre. — *Ceratophyllum* dans l'*eau aérée* continuellement. Il s'est diffusé successivement des mélanges ayant pour composition :

	En 24 minutes.	En 3 heures.	En 50 minutes.
CO^2	7,82	7,24	5,30
O	24,90	24,66	25,87
Az	67,28	68,10	68,82

23 novembre. — *Elodea* dans l'*eau* continuellement agitée par un courant d'air ; il s'est diffusé successivement :

	En 12 minutes.	En 35 minutes.	En 20 minutes.
CO^2	7,25	9,14	8,43
O	23,15	21,77	21,24
Az	69,60	69,09	70,32

Même *Elodea*, aussitôt placé dans l'*air libre* qui passait à l'état de bulles dans l'eau de l'expérience précédente :

	En 12 minutes.	En 50 minutes.
CO^2	11,54	10,81
O	18,65	18,26
Az	69,81	70,94

29 novembre. — Feuilles de *Stratiotes* d'abord dans l'*eau*, puis dans *l'air libre;* il s'est diffusé successivement :

	Dans l'eau en 10 minutes : $0^{cc},15$	Dans l'air en 24 minutes : $0^{cc},20$	Dans l'air en 41 minutes : $0^{cc},45$
CO^2	10,27	13,66	14,48
O	22,71	16,59	15,66
Az	67,12	69,75	69,56

L'air du laboratoire avait au même moment la composition suivante :

CO^2	0,19
O	20,30
Az	79,50

29 novembre. — Mêmes feuilles de *Stratiotes*, dans l'*air libre;* il s'est diffusé :

	En 2^h13^m
CO^2	9,20
O	21,05
Az	69,75

Le lendemain chaque feuille, depuis longtemps dans l'air libre, s'était desséchée et tordue dans sa moitié supérieure ; mais tout le reste était bien vivant, et la turgescence était rendue bien visible par la rigidité de cette partie de la feuille. Il est évident que seule cette partie servait à la diffusion.

1[er] décembre. — Un fort bouquet de *Ceratophyllum* dans l'*air libre;* après deux prises successives qui représentaient en partie les gaz internes (durée, vingt minutes), et que j'ai rejetées, il s'est diffusé dans le vide complet :

	En 65 minutes : $5^{cc},40$
CO^2	2,40
O	28,51
Az	69,09

J'ai continué la série de ces expériences, en variant les conditions ; mais l'énumération que nous venons de faire suffit pour démontrer ce qui nous est nécessaire ici.

2. *L'azote est constant dans le mélange diffusé.* — On voit que les proportions d'oxygène et de gaz carbonique ont beaucoup varié, mais ces variations se sont en quelque sorte balancées, de sorte que *l'azote est resté sensiblement constant malgré la densité des plantes et des milieux.* Le tableau suivant résume en effet les chiffres trouvés pour ce gaz :

67,28	69,60	69,81	67,12	69,75
68,10	69,09	70,94	69,75	69,09
68,82	70,32	»	69,56	»

La proportion moyenne est 69,17 pour 100 au lieu de 79,50 que contenait l'air ambiant.

Ainsi se trouve démontrée par l'expérience l'exactitude de

notre raisonnement. Nous savons maintenant avec certitude que si la respiration n'existait pas, nous trouverions une proportion d'azote voisine de 69 pour 100 dans le mélange diffusé. Ceci nous permet d'étudier la nature même de cette diffusion, afin de rechercher si elle n'aurait pas un représentant naturel plus simple que dans le cas actuel.

3° *Nature de la diffusion.*

1. *Comparaison avec d'autres dialyses de l'air.* — Graham et divers auteurs ont donné des chiffres pour la composition de l'air diffusé dans le vide à travers de fines ouvertures (*effusion*), des plaques de graphite (*diffusion proprement dite*), des lames de caoutchouc (*pénétration ou diffusion colloïdale*) ou la cuticule des plantes.

Voici la composition centésimale de l'air diffusé pendant les premiers instants dans ces divers cas (calculée d'après les chiffres donnés par les auteurs, en supposant que l'air libre contenait 20,80 d'oxygène et 79,20 d'azote) :

	A travers une fine ouverture (Graham).	Graphite (Graham).	Caoutchouc (Von Woblewski).	Cuticule (Mangin).
O.....	19,62	19,62	40,16	34,52
Az....	80,38	80,38	59,84	65,48

On voit que dans ces divers modes de diffusion la proportion de l'azote est fort différente de ce que nous avons trouvé pour les plantes aquatiques. Celle qui s'en rapproche le plus est donnée par le caoutchouc et la cuticule, mais en diffère encore assez notablement pour que nous puissions affirmer que nous avons réellement affaire à un mode de diffusion spécial et nouveau.

2. *Considérations sur la nature de la paroi.* — Puisque nous n'avons trouvé aucune indication dans les dialyses de l'air connues jusqu'à maintenant, il est nécessaire de tourner nos investigations dans un sens différent; l'étude attentive de la

constitution physique de la paroi diffusante peut nous donner des indications. Cette paroi est formée chez l'*Elodea* d'une seule assise de cellules intimement unies entre elles de manière à ne laisser ni pores, ni stomates, du moins chez les sujets que j'ai étudiés; la cuticule y est à peu près nulle, non colorable par les réactifs ordinaires de la cutine, et son rôle est en tous cas négligeable, puisque nous avons trouvé pour l'azote un chiffre très différent de celui qu'elle tendrait à donner. Toutes les cellules de l'assise ont une mince membrane de cellulose et contiennent un protoplasma très fluide avec un suc cellulaire plus ou moins abondant; l'assise entière est une paroi riche en eau dans toutes ses parties, mais surtout dans sa région moyenne. J'ai constaté qu'en effet l'eau représente dans la totalité de la plante 80 à 90 pour 100 du poids total. Comment doit se comporter une lame ainsi constituée au point de vue de la diffusion des gaz?

Il paraît probable tout d'abord que chacune des parties constitutives doit avoir son influence propre, mais que la prépondérance doit appartenir à l'élément le plus abondant; ici cet élément étant l'eau, je me trouvais amené à rechercher de quelle manière l'air se diffuse à travers une lame d'eau, afin de comparer cette diffusion à celle qui se passe chez nos plantes.

3. *Diffusion à travers une lame d'eau.* — Les recherches récentes d'un savant autrichien, M. Exner (1), m'ont été très précieuses à ce point de vue. Ce physicien a pu déterminer les vitesses relatives de diffusion de différents gaz à travers des lames d'eau très minces semblables à celles des bulles de savon, et a reconnu que les résultats obtenus sont sensiblement exprimés par une loi simple : *La vitesse de diffusion est proportionnelle à la solubilité du gaz dans la lame liquide, et à l'inverse de la racine carrée de la densité de ce gaz.*

Cette loi est tout entière dans la formule :

(1) Exner, *loc. cit.*

$$a = k \frac{\beta}{\sqrt{d}}$$

dans laquelle :

a exprime le volume de gaz diffusé dans l'unité de temps ;
β — le coefficient de solubilité du gaz ;
d — la densité du gaz ;
k — une constante dépendant en particulier de l'épaisseur de la membrane.

M. Exner exprime les vitesses relatives en prenant celle de l'air pour unité (1) ; d'après ses chiffres, j'ai calculé les vitesses de diffusion de divers gaz par rapport à l'azote. Les voici :

Az..................	1
O....................	1,87
H....................	4,38
CO^2.................	54,77

Partant de ces vitesses, j'ai calculé la composition qu'aurait l'air se diffusant dans le vide à travers une lame liquide ; cette composition est la suivante :

O....................	32,4
Az..................	67,6

4. *Analogie réelle des deux modes de diffusion.* — Il est frappant de voir combien la proportion d'azote, calculée de cette manière, se rapproche de celle trouvée par l'expérience sur les plantes (69,17). La différence est à peine de 1,5 pour 100, tandis qu'elle dépassait 3,5 pour 100 lorsque nous faisions la comparaison avec l'azote de l'air diffusé par la cuticule. Il est donc bien probable que la diffusion *à travers les parois de la plante est très analogue à celle qui se produirait à travers une*

(1) Le nombre donné dans le *Traité de physique* de M. Violle (p. 994, 2e partie, I) est 1,95 pour la vitesse de l'oxygène relativement à celle *de l'air ;* cette vitesse diffère si notablement de celle qu'indique la formule, que j'ai pensé à une erreur d'impression. L'expérience m'a démontré qu'en effet le chiffre calculé est celui qu'il faut adopter.

lame liquide immobilisée. Ainsi serait prouvée l'exactitude de notre raisonnement, que l'eau a le principal rôle dans la diffusion des gaz à travers les parois de la plante à cause de sa très forte proportion dans ces parois.

Si nous arrivions à démontrer maintenant que les vitesses de diffusion se rapprochent d'autant plus des vitesses théoriques que des actions secondaires bien certaines viennent moins troubler le phénomène, la certitude complète remplacerait la probabilité et nous pourrions affirmer que les parois des plantes aquatiques sont presque entièrement assimilables à une lame liquide immobilisée, au point de vue des échanges gazeux. Cette démonstration fait l'objet des recherches suivantes.

4° *Appareil physique représentant une plante aquatique au point de vue de la diffusion.*

1. *Construction de l'appareil.* — J'ai cherché tout d'abord à réaliser artificiellement ce qui a lieu chez les plantes, de manière à remplir le plus possible les conditions essentielles de la diffusion, tout en évitant toutes les causes qui viennent la troubler dans les conditions ordinaires (respiration, pression dans des espaces capillaires, etc.). L'appareil que j'ai imaginé (fig. 3) ressemble beaucoup comme disposition à celui qu'on emploie dans l'expérience classique du crève-vessie, mais est plus facile à manipuler; il se construit facilement au moyen d'une cloche *c* de verre, de forme cylindrique, possédant deux ouvertures opposées : l'une grande, *O*, sur laquelle sera fixée la lame diffusante; l'autre petite, *o*, par où s'opérera le vide. Une forte toile *m* est solidement attachée sur la grande ouverture qui présente un rebord à cet effet; puis on trempe cette partie dans une solution de gélatine à 5 pour 100, liquéfiée par la chaleur, de manière à imbiber la toile et la ligature d'une manière complète. Par refroidissement, l'enduit de gélatine se solidifie et forme une membrane continue bouchant tous les pores naturels de la toile, et fermant d'une

manière parfaite l'ouverture de la cloche. C'est cette membrane qui représente la paroi de la plante, car elle contient comme celle-ci une quantité d'eau considérable, environ 90 pour 100. Il suffira de faire le vide dans le récipient pour forcer l'air à se dialyser à travers cette membrane, d'une manière que nous pouvons à priori dire très voisine à la fois de celle qui se produit pour les plantes et aussi pour une lame liquide.

2. *Emploi de l'appareil.* — L'appareil est d'abord entièrement rempli d'eau et relié à la pompe à mercure par un tube *t*



Fig. 3. — Appareil de diffusion. — *m*, membrane à travers laquelle s'opère la diffusion; *O*, grande ouverture de la cloche *c*, fermée par cette membrane; *o*, petite ouverture de la cloche, par où se fait le vide au moyen du tube *t*.

de caoutchouc, puis on fait le vide de l'eau. Ce procédé permet d'obtenir un vide beaucoup plus rapide et en même temps de voir si une fine ouverture ne laisse pas entrer de l'air libre, auquel cas on appliquerait extérieurement un peu de la solution de gélatine sur le lieu d'où s'échappent les bulles dans l'appareil. Le vide étant complet, on laisse l'appareil, pendant un temps assez court, à lui-même, puis on recueille par quelques coups de pompe la plus grande partie du gaz diffusé pour procéder à l'analyse.

3. *Expériences*. — Le 6 décembre, un appareil à gélatine est soumis au vide et laissé dans l'air libre. La diffusion est établie bien régulièrement, grâce à de fréquents coups de pompe qui rejettent les gaz passés au début. A trois heures trente-cinq minutes le vide est complet; à quatre heures dix minutes, soit au bout de trente-cinq minutes, je recueille $1^{cc},80$ d'un gaz qui, soumis à l'analyse, me donne comme composition centésimale :

CO^2	9,24
O	30,08
Az	60,69

Une analyse immédiate de l'air ambiant est aussitôt faite; en regard de cette analyse, on voit la composition *théorique* qu'aurait cet air après dialyse à travers une lame liquide, composition calculée d'après les coefficients donnés par M. Exner :

	Air libre.	Air diffusé théorique.
CO^2	0,28	11,65
O	20,62	29,08
Az	79,11	59,28

On voit que les quantités trouvées sont voisines des quantités calculées; la différence la plus forte est celle attribuée au gaz carbonique, et dépend probablement de ce que le chiffre 0,28 est un peu trop fort : la moindre erreur (et on sait combien il est facile d'en faire quand il s'agit de dix-millièmes), est multipliée par 55,5, ce qui l'amplifie beaucoup. Si nous négligeons le gaz carbonique, nous trouvons des chiffres très voisins des chiffres théoriques :

	AIR DIFFUSÉ : composition	
	Trouvée.	Calculée.
O	33,13	32,91
Az	66,87	67,09

On voit que les valeurs trouvées sont presque identiques

avec les valeurs calculées. Ceci prouve que la diffusion s'opère bien comme nous l'avions conçu à l'avance.

Dans un autre appareil, une couche de gélatine épaisse de 3 ou 4 millimètres laissa passer, en quarante-huit heures, seulement 8 centimètres cubes d'un gaz qui, analysé, me donna (en négligeant CO^2) :

O....................	32,65
Az...................	67,35

De ces deux analyses, il est permis de conclure que la diffusion s'opère bien à travers une solution de gélatine solide comme à travers une lame d'eau, c'est-à-dire qu'*une paroi artificielle, contenant la même proportion d'eau que celle des plantes aquatiques, est tout à fait assimilable à une lame d'eau qui serait solidifiée.*

Mais, si l'identité est à peu près complète sur un appareil physique, elle ne paraît pas l'être tout à fait pour l'appareil physiologique ; car la petite différence de 1,5 pour 100 dans l'azote subsistait toujours pour les plantes, et je me demandais si la diffusion ne s'y produisait pas réellement avec des coefficients différents de ceux que je supposais, quoique très voisins, lorsqu'un phénomène inattendu vint me donner une explication et une preuve expérimentale sur lesquelles je ne comptais pas.

4. *Respiration spontanée dans l'appareil à gélatine.* — Ce phénomène se produisit alors que je suivais les circonstances de la diffusion sur une même lame de gélatine pendant plusieurs jours, et d'abord il ne me frappa point. Le 26 novembre, un appareil fut formé au moyen d'une solution de gélatine ; cette solution était faite depuis plusieurs jours, et je la fondais au bain-marie, à une douce chaleur (30 à 40 degrés) chaque fois qu'il en était besoin.

Voici les compositions relatives, en oxygène et en azote, de l'air dialysé au travers de la membrane, du 26 au 28 novembre :

	26 novembre.	27 novembre.		28 novembre.		
O......	29,79	29,10	27,89	24,57	22,18	21,03
Az.....	70,21	70,90	72,11	75,43	77,82	78,97

L'expérience ne put être continuée, car le 29 novembre l'appareil était percé; on voit qu'en deux jours la diffusion a varié dans le même sens d'une manière à peu près régulière et très intéressante; j'avais pensé tout d'abord, en voyant la proportion relative d'azote augmenter si sensiblement, qu'une ouverture s'était produite par où l'air pénétrait en nature. Mais j'ai dû écarter cette hypothèse en considérant le volume absolu des gaz dégagés à l'heure :

26 nov.	En 30 minutes....	$1^{cc},20$, ce qui fait en 1 heure.....	$0^{cc},60$
27 nov.	En 15 heures.....	$15^{cc},00$, —	$1^{cc},10$
	En 35 minutes....	$0^{cc},70$, —	$1^{cc},20$
27 nov.	En 20 heures.....	$8^{cc},10$, —	$0^{cc},42$
	En 2^h30^m.........	$1^{cc},45$, —	$0^{cc},58$

On voit qu'au contraire le volume absolu tendait à diminuer; et, du reste, à partir de la deuxième expérience du 27 novembre, l'appareil était plongé dans de l'eau très aérée, ce qui n'empêcha pas le volume absolu total et la proportion d'oxygène de baisser toujours. Par contre, la proportion d'acide carbonique tendait plutôt à augmenter, mais faiblement, passant, de 8 pour 100 au début, à 9 pour 100 à la fin. Toutes ces circonstances réunies, avec d'autres même qu'il serait trop long d'énumérer, me firent comprendre qu'un phénomène nouveau venait d'apparaître : la gélatine s'était ensemencée grâce aux germes de moisissures flottants dans l'air, et était devenue un véritable milieu de culture dans lequel une respiration énergique saisissait l'oxygène au passage. Le microscope me montra dans ma solution primitive de gélatine une multitude de filaments enchevêtrés qui se multipliaient activement; la paroi avait ainsi acquis spontanément une respiration propre, s'il est permis de dire ainsi, et la comparaison avec la paroi vivante d'une plante aquatique devenait presque une identité.

5. *Véritable effet de la respiration dans la diffusion.* — Le raisonnement primitif que nous avions fait tout d'abord (p. 73), que la respiration ne pouvait troubler le volume total des gaz diffusés, n'était donc qu'une première approximation, très utile au début, mais qu'il est nécessaire de rectifier maintenant. Il me semble qu'on peut le faire de la manière suivante :

Dès l'instant que la paroi respire, elle est un véritable centre producteur de gaz carbonique ; tant que ce gaz n'y atteint pas une pression égale à celle qu'il a dans l'air extérieur, tout ce que produit la respiration passe dans les lacunes, et c'est alors que la respiration ne trouble pas sensiblement le volume total des gaz diffusés. Mais, dès que le gaz carbonique produit dans la paroi y atteint une tension supérieure à celle qui existe dans l'air extérieur, *il s'écoule à la fois vers les deux faces de la membrane;* il en résulte une perte, une diminution du volume total ; la proportion de l'oxygène continue de s'abaisser, tandis que celle du gaz carbonique n'augmente plus beaucoup, même sous l'influence d'une respiration très intense.

Il y aurait sans doute encore d'autres perturbations dont il faudrait tenir compte, apportées par la respiration (1); mais l'analyse de leurs effets, théorique, assez délicate, du reste,

(1) La plus importante, qui n'avait pas attiré mon attention tout d'abord, est due à ce que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ étant plus petit que l'unité, dans la plupart des cas, le volume total est diminué, ce qui cause une augmentation relative de l'azote. Un grand nombre de déterminations précises, faites dans un autre ensemble de recherches, m'a montré que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est en général pour ces plantes voisin de $\frac{80}{100}$, c'est-à-dire que toutes les fois qu'un volume d'oxygène égal à 5 est absorbé, il ne se trouve remplacé que par un volume de gaz carbonique égal à 4. Or la respiration a, dans nos expériences, été assez forte parfois pour absorber en oxygène plus de 10 pour 100 du volume total; cet oxygène n'ayant été remplacé que par 8 pour 100 de gaz carbonique, on voit que dans ce cas le volume total a perdu 2 pour 100 par le seul fait de la respiration; une perte si considérable suffirait à elle seule pour expliquer l'écart observé entre la théorie et l'expérience, si d'autres causes perturbatrices ne venaient y concourir.

montre qu'il est inutile de s'en occuper. Nous pouvons dire que, *tant que la respiration n'est pas très intense, elle ne peut réellement pas troubler sensiblement le volume total des gaz diffusés.*

Remarque. — Dans la série des nombres exprimés plus haut pour l'appareil à gélatine (p. 83), on voit que la respiration des moisissures y était déjà notable dès le début de l'expérience, au 26 novembre, dépassant même un peu la moyenne de ce qu'on trouve chez les plantes aquatiques. C'est après avoir reconnu la cause de ce fait que, le 6 décembre, j'ai recommencé mes expériences au moyen d'un nouvel appareil dans lequel j'employai une solution récente de gélatine, chauffée du reste à 100 degrés par mesure de précaution : les résultats furent bien conformes à la théorie, comme on l'a vu plus haut (p. 82).

Ainsi la plupart des résultats obtenus sur les plantes ont pu se réaliser d'une manière absolument analogue sur un appareil physique, et il nous est permis d'affirmer avec certitude les résultats que nous avons obtenus, malgré les troubles apportés par la respiration. Il existe cependant une autre cause qui tend à modifier les résultats dans le même sens que la diffusion, mais par un tout autre mécanisme : c'est l'existence dans l'intérieur de la plante soumise au vide interne d'une pression gazeuse réelle; le vide n'y est jamais complet. Seulement cette pression était tellement faible dans nos expériences que son influence était réellement négligeable; dans les suivantes nous allons voir qu'elle ne l'est plus.

5° *Pression déterminée dans les espaces capillaires.*

Les espaces capillaires des plantes que nous avons expérimentées sont tellement petits, comme diamètre, que la circulation des gaz ne peut s'y faire un peu rapidement qu'en nécessitant une pression notable. Dans les expériences de diffusion faites sur l'air libre ou dissous, les masses de gaz

circulant dans les fins canaux des feuilles et des tiges étaient assez faibles pour que la pression y fût *à peu près* nulle, comme l'indiquent les résultats obtenus : il semble que le calibre des lacunes soit réglé de manière à suffire amplement à la circulation facile des produits ordinaires de la diffusion. Mais, si nous employons un gaz dont la diffusion soit beaucoup plus rapide, l'insuffisance des lacunes va paraître par une élévation notable de la pression à leur intérieur. J'ai fait un certain nombre d'expériences au moyen du gaz carbonique, libre ou en solution, et les résultats obtenus m'ont prouvé qu'il en était réellement ainsi.

A titre d'exemple, je citerai une portion de la série d'expériences faites sur un rameau de *Ceratophyllum*, dont la partie libre hors de la gélatine, servant seule à la diffusion, pesait vivante $7^{gr},81$ (sèche $0^{gr},567$).

Trois colonnes expriment les résultats de chaque analyse; la première donne la composition centésimale du gaz obtenu, y compris le gaz carbonique; la deuxième, la même composition centésimale, non compris le gaz carbonique; la troisième donne en millimètres cubes les quantités absolues de chaque gaz diffusées en une minute.

Diffusion des gaz à travers un rameau de *Ceratophyllum* soumis au vide interne à quatre heures quarante-cinq minutes, et laissé d'abord dans l'*air libre :*

(1) De $4^h,45^m$ à 5 heures. » »

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
	—	—	—
CO^2...	2,10	»	»
O.....	21,14	22,11	»
Az....	76,26	77,88	»

(2) De 5 heures à 5^h32^m. Diffusé : $0^{cc},40$. Soit 13^{m3} à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
	—	—	—
CO^2...	7,91	»	1,03
O.....	20,95	22,77	2,72
Az....	71,14	77,23	9,25

Au même moment l'air du laboratoire contient :

O..................	20,40
Az................	79,60

A cinq heures cinquante-deux minutes, la plante se trouve plongée dans une *solution sursaturée de gaz carbonique*, faite auparavant sous une pression de 122 centimètres de mercure :

(3) De $6^h,2^m$ à $6^h,8^m$. Diffusé : $0^{cc},74$. Soit $120^{\overline{m}3}$ à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	49,13	»	58,96
O.....	10,52	20,68	12,62
Az....	40,55	79,32	48,42

(4) De $6^h,13^m$ à $6^h,23^m$. Diffusé : $1^{cc},28$. Soit $130^{\overline{m}3}$ à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	89,54	»	116,40
G.....	2,10	20,68	2,73
Az....	8,36	79,32	10,87

(5) De $6^h,34^m$ à $6^h,44^m$. Diffusé : $0^{cc},88$. Soit à la minute $0^{cc},09$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	91,55	»	82,40
O.....	1,65	20	1,48
Az....	6,80	80	6,12

A six heures cinquante-six minutes, la plante est plongée dans une eau contenant :

3 parties d'eau distillée aérée ;
1 partie d'eau chargée de CO^2 à 122 centimètres.

(6) De $6^h,56^m$ à $7^h,11^m$. Diffusé : $0^{cc},80$. Soit à la minute $0^{cc},053$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	73,20	»	38,80
O.....	8,25	23,30	4,37
Az ...	18,56	76,70	9,84

(7) De $7^h,17^m$ à $7^h,32^m$. Diffusé : $0^{cc},64$. Soit à la minute $0^{cc},043$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	68,56	»	29,48
O.....	7,26	23,09	3,12
Az....	24,18	76,91	10,40

(8) De 7h,37m à 8h,41m.
Diffusé : 1cc,96.
Soit à la minute 0cc,031.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	71,21	»	22,07
O.....	5,80	20,13	1,80
Az....	23, »	79,87	7,13

A huit heures quarante-deux minutes, l'eau est rejetée, la plante est dans l'*air libre :*

(9) De 8h,53m à 9h,13m.
Diffusé : 0cc,63.
Soit à la minute 0cc,031.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	27,15	»	8,42
O.....	20,47	28,10	6,35
Az....	52,38	71,90	16,24

A neuf heures trente minutes, la plante est plongée dans une grande quantité d'*eau aérée :*

(10) De 9h,35m à 9h,47m.
Diffusé : 0cc,33.
Soit 0cc,028 à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	18,61	»	5,21
O.....	20,82	25,68	5,83
Az....	60,58	74,32	16,96

(11) De 9h,54 à 10h,09m.
Diffusé : 0cc,32.
Soit 0cc,021 à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	12,75	»	2,60
O.....	20,90	23,96	4,39
Az....	66,39	76,04	13,94

Du 20 au 21 novembre, la plante fut laissée dans cette même *eau aérée :*

(12) De $10^h,15^m$ s. à $10^h,30^m$ m.
Diffusé : $7^{cc},60$.
Soit $0^{cc},010$ à la minute.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	0,44	»	0,04
O.....	18,43	18,52	1,84
Az....	81,13	81,48	8,11

Le 21 novembre, à partir de dix heures cinquante minutes du matin, un fort courant de bulles d'air produites par une trompe agite sans cesse l'eau où est plongée la plante :

(13) De 11 heures à $11^h,24^m$.
Diffusé : $0^{cc},40$.
Soit à la minute $0^{cc},017$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	7,82	»	1,33
O.....	24,90	27,01	4,23
Az....	67,28	79,99	11,44

(14) De $11^h,30^m$ à $2^h,33^m$.
Diffusé : $3^{cc},18$.
Soit à la minute $0^{cc},017$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	7,24	»	1,23
O.....	24,66	26,58	4,19
Az....	68,10	73,42	11,58

Le même jour, la plante est placée dans l'*air libre;* cet air est le même que celui que dégage la trompe et qui barbotte dans l'eau du cristallisoir :

(15) De $2^h,43^m$ à $3^h,33^m$.
Diffusé : $1^{cc},42$.
Soit à la minute $0^{cc},028$.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2	Quantités absolues à la minute
CO^2...	5,30	»	1,17
O.....	25,87	26,92	5,69
Az....	68,82	73,08	15,14

Analyse de cet air libre.

	Pour 100 avec CO^2	Pour 100 sans CO^2
CO^2............	0,20	»
O.............	20,38	20,44
Az............	79,41	79,56

Cette série d'expériences va nous permettre de reconnaître que le vide est d'autant moins complet que la rentrée du gaz

est plus rapide, et nous donner en même temps quelques autres résultats intéressants.

Nous avons obtenu dans six expériences (3, 4, 5, — 6, 7, 8) une diffusion rapide de gaz carbonique, et nous connaissons les quantités absolues de ce gaz alors diffusées à travers la plante, ainsi que les pressions qui produisaient ces diffusions (122 centimètres de mercure, ou $\frac{122^{cm}}{4}$) ; calculons maintenant les quantités théoriques, en prenant pour base de calcul la vitesse absolue de diffusion reconnue pour l'azote.

Les expériences (2, — 12, 13, 14) nous permettent de dire que la quantité absolue d'azote diffusée en une minute était d'au moins 10 millimètres cubes ; cet azote étant pris dans l'air ou dans l'eau, où sa tension est d'environ $\frac{80}{100}$, la quantité absolue diffusée serait $10 \times \frac{100}{80} = 12,5$ pour l'azote pur à tension $\frac{100}{100}$. Si nous admettons que le gaz carbonique est cinquante-cinq fois plus diffusible que ce gaz, à la même pression $\frac{100}{100}$ et par minute, il devrait s'en diffuser $12,5 \times 55 = 687,5$. Dans nos expériences la pression étant d'abord $\frac{122}{76} = 1,6$, la quantité absolue qui aurait dû se diffuser est $687,5 \times 1,6 = 1100$ millimètres cubes (exp. 3, 4, 5).

Or la quantité absolue maxima qui a diffusé dans nos expériences est 116 millimètres cubes, soit environ dix fois moins que ne l'indique la théorie. Ce résultat contradictoire ne peut s'expliquer qu'en admettant, ou bien que le gaz carbonique ne se diffuse pas à travers la plante avec le coefficient que nous avons indiqué (ce qui serait inexplicable d'après nos autres expériences), ou bien qu'une pression égale aux neuf dixièmes de la pression extérieure existait pour ce gaz à l'intérieur des lacunes. Cette deuxième hypothèse est rendue la plus probable dès que l'on considère ce qui suit :

1° L'observation attentive des analyses précédentes montre avec une certitude absolue qu'en effet du gaz subsiste dans

les lacunes en proportion telle qu'il doit y provoquer une pression très notable ; car *il faut un certain temps pour que le courant de diffusion soit normalement établi, c'est-à-dire pour que le gaz retenu dans les tissus et dans les lacunes ait été balayé par celui qui se diffuse régulièrement.*

Ceci ressort nettement de l'expérience n° 3, où l'arrivée subite du gaz carbonique balaye quatre à cinq fois plus de gaz oxygène et azote que n'en fournissait la diffusion dans l'expérience 2 ; on le voit bien encore dans les expériences 9, 10 et 11, où le vide extrait de la plante plus de gaz (carbonique surtout) que n'en fournit ensuite la diffusion régulière (exp. 13, 14, 15).

2° On verra dans la suite des expériences données plus tard (voy. p. 124) que l'existence d'une pression à l'intérieur des lacunes, par suite des frottements apportés à la circulation des gaz, est un fait absolument constant, dès que cette circulation est un peu rapide.

3° Enfin j'ai entrepris quelques expériences d'après une méthode différente de la précédente, et il semble que les quantités de gaz carbonique diffusées se rapprochent d'autant plus des quantités théoriques que l'on fait agir de moins fortes différences de pression ; ces expériences étant encore à la période d'essais, je dois me borner à dire que les coefficients qu'elles donnent pour ce gaz ont atteint 40 dans certaines conditions favorables, chiffre assez voisin du coefficient de diffusion trouvé pour les lames liquides.

En présence de ces divers résultats, on est absolument obligé d'admettre que *la circulation du gaz carbonique dans les espaces capillaires de la plante peut ne plus suffire à la rentrée par diffusion dès que l'on fait agir des différences de pression un peu fortes, et qu'il doit en être de même pour tout gaz possédant une grande vitesse de diffusion.*

Quand au contraire on agit sur des gaz dont les vitesses de diffusion sont beaucoup moindres, on peut employer sans inconvénient de fortes différences de tension de part et d'autre de la paroi; c'est ce que nous avons fait dans les expériences

sur nos plantes au moyen des gaz de l'air, et l'on a vu que ces gaz ont pu se dialyser dans le vide des espaces aérifères assez lentement pour permettre à la circulation interne de n'éprouver aucun frottement appréciable, comme l'indiquent les résultats obtenus ; de sorte que nous pouvons poser ici une conclusion parallèle à la précédente, en disant que *la circulation des gaz de l'air dans les espaces capillaires de la plante reste facile, même pour une rentrée par diffusion déterminée par de fortes différences de pression.*

Ce résultat n'est pas sans importance, car dans la nature il est rare qu'il se produise des différences de pression aussi grandes que dans nos expériences, de sorte que *le calibre des lacunes semble réglé de manière à suffire amplement à la circulation facile des produits ordinaires de la diffusion.* Nous retrouverons plus tard des résultats analogues.

Pour la mesure rigoureuse des vitesses, on peut dire cependant que la pression déterminant cette circulation ne peut jamais être nulle ; dès qu'il y a courant gazeux, il y a en effet pression un peu plus forte au point de départ qu'au point d'arrivée, même si le courant est très faible, comme il l'est ici ; mais l'action perturbatrice ainsi apportée se trouve ici certainement très faible, et même elle est négligeable à côté de celle de la respiration, comme nous le disions à la page 69. Quoi qu'il en soit, comme elle se trouve agir dans le même sens que celle-ci, c'est-à-dire qu'elle tend aussi à favoriser la diffusion du gaz le moins diffusible, qui est ici l'azote, nous sommes en droit de dire que ces deux causes viennent ajouter leurs effets perturbateurs dans le phénomène : l'une et l'autre tendent à déterminer dans l'air dialysé à travers les parois une légère augmentation de la proportion relative d'azote. Or nous avons trouvé justement dans toutes nos expériences un excès d'azote, fort petit il est vrai, dans l'air dialysé : au lieu de 67,6 pour 100 qu'indiqueraient la théorie et les mesures directes sur un appareil physique (p. 82), nous avons trouvé en moyenne 69,2 pour 100. La différence est certainement assez faible pour s'annuler complètement dès que l'on tient

compte des troubles apportés par les deux causes précédentes, la respiration et la pression dans les espaces capillaires.

En présence de ces résultats, je crois pouvoir dire qu'il est suffisamment prouvé que *l'oxygène et l'azote se comportent dans la traversée des parois des plantes d'une manière à peu près identique à celle qu'ils présenteraient en traversant une lame d'eau;* la chose n'a pu être démontrée d'une manière absolument complète encore pour le gaz carbonique, à cause de la grandeur des troubles qui se présentent dans les expériences, mais cependant la diffusion de ce gaz est également très rapide et comparable seulement à celle qui se produirait au travers d'une lame d'eau. Nous allons voir tout à l'heure une dernière preuve apportée par la diffusion de l'hydrogène *à cette grande ressemblance qui existe entre les parois des plantes submergées et les lames liquides au point de vue des échanges gazeux.*

Autres résultats. — Avant de quitter la série des analyses que nous avons rapportées plus haut, je dois signaler encore que ques résultats intéressants qu'elles renferment.

1° Si l'on compare les quantités absolues de chaque gaz diffusées au commencement (exp. 2) et à la fin (exp. 13, 14, 15), on verra qu'elles ont presque doublé dans l'intervalle; il semble que le passage continu de beaucoup de gaz dans les expériences intermédiaires ait dilaté les canaux ou du moins les ait déblayés.

2° Même dans les solutions concentrées de gaz carbonique, il se trouvait de l'oxygène et de l'azote en quantité presque aussi grande que dans l'eau normalement aérée, puisque ces gaz se sont diffusés en quantités très notables (exp. 4, 5, 6, 7 et 8) en même temps que le gaz carbonique.

3° Quand la durée de l'expérience est assez grande, le gaz carbonique pris dans l'eau aérée peut atteindre, à l'intérieur de la plante et du récipient, la pression qu'il possède à l'extérieur, et cesse alors de se diffuser. C'est ce qui explique la quantité très faible de ce gaz trouvée dans l'expérience 12, qui a duré douze heures ; il est intéressant de lui comparer à

ce titre l'expérience suivante qui ne dura que vingt-quatre minutes.

J'ai entrepris plusieurs autres séries de recherches dont il m'est impossible de parler pour le moment, car elles se rapportent aux échanges gazeux *chimiques* de la plante ; elles semblent démontrer que le problème de la diffusion, dès qu'on veut l'approfondir et lui donner une rigueur plus grande que celle que je lui ai donnée ici, vient se compliquer chez la plante vivante de phénomènes très divers et très intéressants, dans lesquels il faut une attention extrême pour éviter les erreurs. J'ai surtout cherché à donner dans ce qui précède un aperçu des méthodes que j'ai suivies et montrer ce qu'on peut faire sur les plantes vivantes pour étudier la diffusion.

6° *Contrôle de la méthode du vide.*

Avant de donner les conclusions de cette étude, je crois devoir fournir un contrôle certain de la méthode du vide en elle-même qui y a été employée, afin de ne laisser aucun doute à l'égard des résultats que j'ai donnés dans cette première série de recherches. Ce contrôle était nécessaire, à la fois pour la méthode et pour les appareils employés; j'ai pu le faire de deux manières différentes qui se complètent mutuellement :

1. *Contrôle de la méthode par la dialyse de l'air à travers le caoutchouc.* — J'ai employé un appareil en tout semblable à celui qui m'a permis d'étudier la diffusion à travers la gélatine (fig. 3); la toile qui ferme l'ouverture de la cloche est simplement recouverte, au lieu de gélatine, d'une lame de caoutchouc tendue. Je n'indique ici qu'une seule analyse du gaz dialysé :

28 novembre. — Dialyse de l'air libre à travers le caoutchouc :

	Composition pour 100 de l'air libre (laboratoire) —	Composition pour 100 air dialysé —	Composition pour 100 calculée —
O............	20,35	39,43	39,45
Az...........	77,65	60,57	60,55

La composition centésimale indiquée dans la troisième colonne a été calculée d'après les coefficients récents et très exacts déterminés par M. Wroblewski (1). On voit que l'identité est à peu près absolue pour les gaz de l'air, la différence n'étant que de deux dix-millièmes entre les quantités trouvées et les quantités théoriques; ceci nous permet d'affirmer la rigueur de la méthode que nous avons suivie avec l'appareil à gélatine.

2. *Contrôle de la méthode par la détermination du coefficient de diffusion de l'hydrogène à travers les parois d'une plante vivante.* — J'ai employé un bouquet de *Ceratophyllum* qui fut disposé comme dans mes expériences précédentes (fig. 2), et soumis au vide interne; la plante a été placée successivement dans l'air libre, dans une solution d'hydrogène et dans une solution d'azote. La composition gazeuse de chaque milieu a été déterminée par l'extraction des gaz dans le vide, suivie de l'analyse. Je ne puis entrer dans le détail des onze analyses et de tous les calculs que j'ai dû faire pour tenir compte de toutes les données du problème; celui-ci était rendu très complexe, en effet, par l'impossibilité où j'étais de faire l'analyse eudiométrique de l'hydrogène à cause des quantités très petites de gaz soumises à l'expérience, ce qui m'a obligé à suivre une voie détournée. J'ai cherché à garder malgré tout la plus grande exactitude, et je me bornerai à indiquer le résultat définitif : au lieu de 4,38 que donne M. Exner pour le coefficient de diffusion de l'hydrogène à travers une lame d'eau, j'ai obtenu par l'expérience le chiffre 3,88; la différence, quoique notable, serait encore plus forte avec le coefficient du caoutchouc (5,50), et cette différence tient probablement à ce que le gaz hydrogène, étant notablement plus diffusible que l'azote, acquérait dans la plante une petite pression un peu plus forte; le vide y était moins complet, comme nous l'avons vu précédemment (p. 91).

Quoique moins rigoureuse, cette seconde vérification est

(1) *Loc. cit.*

donc aussi d'accord avec la précédente ; et les conditions très spéciales qu'elle a présentées apportent encore une preuve nouvelle de l'exactitude des résultats généraux obtenus auparavant.

7° *Résultats généraux.*

1. *Nature de la diffusion.* — Nous nous sommes surtout attachés jusqu'ici à déterminer la nature de la diffusion qui s'effectue à travers les parois des plantes aquatiques ; et nous sommes arrivé à reconnaître que cette diffusion est à très peu près la même que celle qui se produirait au travers d'une lame d'eau. Ce résultat est d'une grande importance et nous avons, pour le faire ressortir, négligé tout autre résultat ne concourant pas immédiatement à sa démonstration.

2. *Indifférence au milieu.* — Il est pourtant un de ces résultats qui présente un intérêt considérable et sur lequel je me permettrai d'insister maintenant : c'est l'indifférence au milieu que présente la plante lorsqu'il s'agit de diffusion (voy. p. 72 et suivantes). *Que la plante soit placée dans l'air ou qu'elle soit plongée dans l'eau, l'azote diffusé reste sensiblement constant ;* ses variations, quand elles existent, sont très faibles, et paraissent dues à une augmentation de la respiration ; et cette augmentation elle-même n'est que relative, car la *diffusion absolue* diminue un peu dans l'air, sans doute parce que l'épaisseur des parois est augmentée de la couche d'eau qui les mouille à l'extérieur. Tout démontre donc que les vitesses relatives de diffusion restent absolument les mêmes pour chaque gaz, que ce gaz soit libre ou qu'il soit dissous dans le milieu où la plante vient le puiser. J'ai pu vérifier la chose sur l'appareil à gélatine et il a montré de même une indifférence au milieu à peu près complète.

Ce fait n'avait pas encore été démontré en physique pure, et tout porte à croire qu'il est absolument général (1). Il est vrai

(1) Si la chose est susceptible d'être facilement appliquée, comme il le paraît, nous posséderons un précieux moyen de simplifier l'étude de la diffusion des

qu'on pourrait expliquer très simplement la constance de la diffusion, grâce à la découverte de M. Merget (voy. p. 40) : lorsque la plante est plongée dans l'eau, elle garde une couche d'air libre sous forme d'atmosphères superficielles. Il n'est pas surprenant qu'il y ait alors indifférence au milieu, puisque le milieu n'est changé qu'en apparence, la plante ayant emporté avec elle une portion de l'atmosphère extérieure. Il est même un fait, bien démontré par une série de recherches et d'expériences directes sur des plantes diverses, qui apporte à la démonstration une preuve décisive : c'est que *la respiration de ces végétaux se trouve sensiblement la même dans l'air que dans l'eau;* il y a, au point de vue des échanges chimiques, *la même indifférence au milieu* qu'au point de vue des échanges physiques (Ces recherches, ne rentrant pas dans le cadre de travaux purement physiques dont j'ai à parler, seront prochainement l'objet d'une publication spéciale). Un tel résultat montre l'importance d'une étude attentive des conditions de la vie dans les différents milieux pour la connaissance de la biologie générale tout entière.

8° *Résumé.*

Si nous jetons un coup d'œil sur l'ensemble de ces recherches, nous voyons que la méthode du vide interne nous a permis d'arriver à des notions précises sur la nature de la diffusion des gaz à travers les parois des plantes aquatiques : dès les premiers essais, nous avons reconnu que les gaz atmosphériques possèdent des vitesses très différentes pendant la traversée de ces parois, l'air dialysé étant toujours enrichi en oxygène et en gaz carbonique. La respiration venait troubler gravement cette diffusion, mais nous avons reconnu et

substances à travers les membranes; une seule et même membrane permettra d'étudier non seulement la diffusion des gaz, mais encore celle de toute substance en solution; c'est la réduction de tous les corps solubles à un même état, l'état liquide, et l'étude comparée générale d'une seule espèce de diffusion sous cet état commun.

prouvé que la proportion d'azote n'était pas sensiblement influencée par elle; ceci nous a porté à rechercher dans quelles circonstances une proportion d'azote semblable se trouverait dans l'air dialysé à travers des lames inertes; le calcul, et l'observation de la nature de la paroi, nous ont montré que cette diffusion était très analogue à celle qui se produirait à travers une lame d'eau. Des expériences spéciales sur un appareil physique nous ont démontré l'exactitude de ces prévisions, surtout lorsqu'une respiration spontanée de microorganismes s'étant produite dans l'appareil physique, l'identité des résultats obtenus s'est trouvée complète avec ceux trouvés pour les plantes.

Pour terminer, nous avons montré que l'existence d'une faible pression dans les espaces capillaires de la plante soumise au vide interne devait agir dans le même sens que la respiration, mais, dans le cas des gaz de l'air, d'une manière beaucoup moins notable. Le contrôle des résultats obtenus a été donné par la diffusion de l'air à travers le caoutchouc (pour l'appareil physique) et par la diffusion de l'hydrogène à travers la plante (pour l'appareil physiologique).

Conclusions. — Les deux principaux résultats de cette étude sont les suivants :

1° *La diffusion des gaz de l'air à travers les parois continues des plantes submergées, jusque dans les lacunes, se produit sensiblement comme à travers une lame d'eau.*

2° *La rentrée par diffusion reste la même, que la plante soit dans l'air ou dans l'eau : l'indifférence au milieu est complète quand il s'agit de diffusion.*

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'ATMOSPHÈRE INTERNE DES PLANTES AQUATIQUES

Au lieu de ne considérer que la paroi et ses propriétés diffusantes, nous allons étudier maintenant la plante tout entière, en commençant tout d'abord par son *atmosphère interne*, dont il faut absolument que nous connaissions la nature et la pression. Nous savons bien en effet quelles sont les conditions *à l'extérieur* de la plante; les gaz y sont dissous dans la masse de l'eau qui l'entoure, ou bien libres dans les atmosphères superficielles et, dans tous les cas, normalement à la même pression que dans l'air libre (voy. chap. I); mais nous devons connaître les conditions qui existent aussi dans son *intérieur*, c'est-à-dire celles qu'apporte l'atmosphère limitée de gaz libres que la plante contient. Nous connaissons, en un mot, le milieu gazeux *externe* de la plante, et nous voulons étudier son milieu gazeux *interne* (1).

Cette *étude de l'atmosphère interne des plantes submergées* doit être faite, à la fois par des expériences et par des observations de phénomènes naturels; aussi comprend-elle ici deux sous-chapitres: dans le premier, j'étudie cette atmosphère surtout par des méthodes expérimentales, en y joignant quelques observations de phénomènes spontanés qui étaient indispensables; dans le second, je n'expose que des observations, en montrant seulement leur accord complet avec toutes les notions précédemment acquises.

I. — EXPÉRIENCES SUR LE MILIEU GAZEUX INTERNE.

L'atmosphère des plantes aquatiques doit, pour jouer efficacement son rôle de milieu gazeux interne, se renouveler

(1) Parmi les auteurs qui ont étudié l'atmosphère interne des végétaux nous citerons : Calvert et Ferrand, *Comptes rendus Acad. des sc.*, 1843, XVII, p. 955. — F. Schulze, *Lehrb. der chem. f. Landwirthe*, 1853, L. 58. — Boussingault,

quelque part; c'est avec l'eau aérée extérieure que s'opère ce renouvellement.

1° *Analogies et différences avec une bulle.*

L'atmosphère interne des plantes aquatiques submergées est une bulle ramifiée, entourée d'une paroi continue, perméable aux gaz mais rigide, c'est-à-dire limitant un volume sensiblement invariable.

A l'inverse donc de ce qui a lieu pour une bulle ordinaire, le volume ne pouvant varier, c'est la pression seule qui doit le faire, ce qui implique pour l'atmosphère interne des plantes une manière toute différente de se comporter dans les échanges gazeux avec l'eau ambiante. Cette atmosphère possède une pression propre, somme des pressions partielles des différents gaz qu'elle contient, et nous devons étudier non seulement dans quelle proportion chacun de ces gaz y entre, mais encore la pression totale du mélange.

1. *Pression des gaz libres dans la plante.* — Si la paroi ne venait par elle-même (respiration, assimilation chlorophyllienne) modifier sans cesse les échanges gazeux, il est certain que, grâce à sa perméabilité, l'atmosphère interne aurait bien vite la pression gazeuse qui règne à l'extérieur; il y a en tout cas tendance continuelle vers un équilibre parfait, et, si la plante est placée dans de l'air libre à 1 atmosphère, la pression intérieure sera bien voisine de 1 atmosphère, c'est-à-dire que *les pressions gazeuses seront à peu près égales de part et d'autre de la paroi*. Ceci paraît bien évident sans démonstration spéciale, car la diffusion continuera toujours tant qu'une différence de pression subsistera entre l'extérieur et l'intérieur. Mais la même chose aura-t-elle lieu si nous plaçons la plante dans de l'eau plus ou moins aérée? Dans ce cas particulier, nous savons qu'il règne *à l'extérieur* deux sortes de

loc. cit.; voy. aussi *Agronomie*, 1864, t. III, p. 266. — Peyrou, *Thèse de doctorat*. Paris, 1888.

pressions : la *pression totale* ou *pression barométrique*, mesurable directement, et la *pression spéciale des gaz dissous* (voy. chap. I). A laquelle de ces deux pressions va obéir l'atmosphère interne? A la seule qui lui soit communiquée réellement par la perméabilité des parois, c'est-à-dire à la *pression des gaz dissous*, car la rigidité des parois reçoit seule l'autre pression et ne la transmet pour ainsi dire pas à l'intérieur (nous avons vu en effet cette rigidité résister au vide interne) (1). Si donc l'eau contient des gaz dissous en trop faible quantité, la pression intérieure sera plus faible que la pression barométrique externe; si, au contraire, l'eau est sursaturée, la pression intérieure sera plus forte que cette pression barométrique externe; dans le premier cas, les parois recevront une poussée venant de l'extérieur, dans le deuxième une poussée venant de l'intérieur; mais, *dans tous les cas, l'atmosphère interne de la plante ne tendra à avoir que la pression gazeuse extérieure*. Un manomètre adapté directement à la plante donnerait à peu près la pression des gaz dissous (somme des pressions propres de chaque gaz dissous); tandis qu'un deuxième manomètre placé à côté, mais dans l'eau, donnerait la pression barométrique (somme des pressions données par l'atmosphère et par la colonne d'eau surmontant la plante).

Ces conséquences répondent à des faits absolument positifs : les variations négatives ou positives de la pression interne déterminent des phénomènes naturels d'une fréquence extrême et qui ont été bien souvent observés ; ces phénomènes sont *l'injection des lacunes* et *le dégagement des bulles libres*; le premier correspond à un abaissement de la pression interne, le second à une élévation de cette même pression.

2. *Injection des lacunes*. — Je parlerai dans le deuxième chapitre de quelques conditions naturelles dans lesquelles se produit l'injection spontanée des lacunes. Expérimentalement, on peut aussi déterminer cette injection d'une manière

(1) Au contraire, une bulle ordinaire, dépourvue de parois, obéit aux deux sortes de pressions, car son volume varie sans cesse.

conforme à la théorie. Pour abaisser rapidement la pression des gaz dissous dans l'eau extérieure, on choisit un gaz très diffusible, le gaz carbonique, que l'on force à remplacer l'atmosphère ordinaire de la plante en plongeant celle-ci dans de l'eau de Seltz artificielle; quand on juge que l'atmosphère interne est uniquement composée de gaz carbonique, on ajoute une solution étendue de potasse qui sature subitement la solution carbonique et détruit toute pression gazeuse à l'extérieur de la plante; on voit alors celle-ci s'injecter très rapidement et très complètement.

En faisant l'opération sur une feuille assez mince (*Elodea*, *Vallisneria*, *Potamogeton*, etc.) pour être examinée en même temps au microscope, on voit les canalicules pleins de gaz, et d'apparence noirâtre, se remplir très vivement de liquide et devenir absolument translucides. Ici l'expérience prouve donc absolument nos prévisions; elle montre à la fois la résistance mécanique des parois et l'abaissement de la pression interne.

Lorsque au lieu d'une solution de potasse on essaye d'employer de l'eau bouillie, c'est-à-dire privée de gaz, pour annuler la pression externe, le résultat est en général beaucoup moins rapide et souvent très incomplet ; il semble que le protoplasma vivant résiste au passage de l'eau et s'oppose à l'injection des lacunes aérifères, et que la potasse ne produit une injection facile qu'en détruisant cette résistance par la mort du protoplasma. C'est sans doute grâce à ce phénomène que j'ai pu faire le vide à l'intérieur des plantes sans les voir s'injecter. En tous cas, au moment de l'hiver, la résistance du protoplasma paraît s'amoindrir beaucoup et permettre alors la pénétration de l'eau dans les lacunes ; je donne à ce sujet une expérience très concluante un peu plus loin (p. 106).

Dans le courant de l'année 1887, j'ai fait un grand nombre d'expériences dans le but de déterminer cette entrée de l'eau dans les lacunes à la place des gaz qu'elles contiennent normalement ; j'ai essayé bien des procédés divers, mais je n'ai jamais pu arriver à l'injection complète sans faire souffrir ou même sans tuer la plante, comme l'indiquait la contraction

permanente du protoplasma, et le changement observé dans l'assimilation chlorophyllienne. Je considère comme inutile de parler ici de ces expériences, puisqu'elles ont donné des résultats en partie négatifs, et je tiens seulement à en tirer cette conclusion importante que, *sur la plante vivante, les lacunes aérifères présentent une grande résistance à l'injection par l'eau ambiante*, et que cette résistance paraît due à ce que les parois vivantes ne se laissent pas traverser facilement par l'eau, même sous l'influence de fortes différences de pression.

Toutefois la rentrée de l'eau pourrait se faire autrement que par diffusion générale à travers les parois; elle pourrait avoir lieu aussi par des *ouvertures* accidentelles donnant un accès direct à l'intérieur des lacunes.

C'est, en effet, ce qu'il est très facile de vérifier par l'expérience, en observant ce qui se passe sur les tiges récemment sectionnées et placées dans une eau incomplètement saturée; par exemple, sur un rameau de *Potamogeton lucens* qu'on a laissé quelque temps dans une solution carbonique et qu'on place ensuite dans de l'eau bouillie. On voit, même simplement à la loupe, l'eau pénétrer directement par la section des canaux et courir rapidement dans ceux-ci en remplaçant les gaz; mais il arrive presque toujours que l'injection ainsi déterminée s'arrête aux canaux les plus larges de la tige et des feuilles. Cet effet est dû sans doute à ce que des anastomoses fréquentes permettent la production d'index liquides dans les colonnes gazeuses, index qui empêchent dès lors toute rentrée ultérieure par leur résistance capillaire ; car l'arbre gazeux interne est entrecoupé dans les régions les plus diverses de chapelets liquides arrêtant la circulation.

On voit encore ici l'injection être arrêtée, bien que ce soit par un autre mécanisme, et la plante conserver ses lacunes malgré l'abaissement de la pression interne dans celles-ci. Mais, si les expériences précédentes montrent que la rentrée de l'eau est rendue très difficile sur la plante vivante, elles n'en témoignent pas moins avec certitude que cette rentrée *tend* à se faire dans tous les cas où l'eau est incomplètement

saturée; et cette tendance prouve qu'il existe réellement un abaissement de la pression interne correspondant à la non-saturation gazeuse du milieu ambiant. Quant à la résistance à l'injection, c'est un fait d'un autre ordre qui se trouve en tout cas très favorable à la vie de la plante.

3. *Dégagement des bulles.* — Ce deuxième phénomène se produit sans difficulté lorsqu'on place la plante dans une solution sursaturée, de l'eau de Seltz, par exemple, et l'expérience se fait même avec une facilité extrême; un rameau d'*Elodea*, par exemple, plongé dans cette solution sursaturée de gaz carbonique, dégage avec abondance des bulles extrêmement nombreuses, non seulement par la section de la tige, mais encore par toutes sortes d'ouvertures éparses sur la tige et les feuilles; ceci indique un excès de pression tellement fort que les conduits capillaires de la plante ne peuvent plus suffire pour le courant gazeux qui les traverse (voy. p. 91). La même chose se produit lorsque l'eau est sursaturée d'air, quoique d'une manière moins tumultueuse, à cause de la diffusion beaucoup moins rapide; il suffit, pour l'observer avec facilité, d'élever un peu la température de l'eau où se trouve plongée la plante, ou bien de diminuer la pression totale. C'est ainsi qu'agissait M. Müller, comme nous l'avons vu dans l'historique, et c'est aussi de la même manière que nous avons expérimenté, comme on le verra plus loin.

Quant à la cause même du dégagement, la seule explication qu'on en puisse donner est celle qui se rapporte au principe exposé plus haut (p. 101) : la pression dans l'atmosphère interne tend à se trouver la même que dans le milieu externe; or celui-ci étant de l'eau sursaturée, contient les gaz sous une pression supérieure à la pression barométrique; la pression de l'atmosphère interne tend donc aussi à devenir supérieure à la pression barométrique supportée par la plante, et c'est pourquoi il se produit une poussée de l'intérieur vers l'extérieur. Si les parois pouvaient résister, l'équilibre aurait bientôt lieu; mais, le plus souvent, une déchirure existe par

où les gaz sortent à l'état de bulles libres; dès lors la pression ne peut jamais monter jusqu'à l'équilibre et il existe une différence constante entre les niveaux des forces élastiques. Il en résulte une rentrée constante par diffusion, une sortie constante par bulles et *la plante n'est plus que le déversoir des gaz dissous en excès, un multiplicateur des surfaces qui reçoit sans cesse les gaz de la solution et les transforme en gaz libres qu'elle rejette au dehors.*

4. *Action de la congélation.* — J'ai pu faire tout récemment (février 1889) une expérience qui donne successivement les conditions d'excès et de défaut de pression interne dont je viens de parler, et qui, à ce titre, est très démonstrative.

En soumettant un rameau d'*Elodea*, placé dans un tube de verre plein d'eau aérée, à la congélation dans un mélange réfrigérant, j'ai vu des bulles s'échapper en abondance de la section du pétiole, dès que la glace a commencé à paraître en quantité notable; le dégagement ne fit qu'augmenter ensuite jusqu'à la prise totale de l'eau en un bloc solide, et la sortie des bulles était assez abondante pour être tout à fait comparable à celle qu'on aurait pu obtenir en plaçant le tube dans de l'eau chaude, au lieu d'un mélange réfrigérant.

Le phénomène s'explique facilement lorsqu'on sait que les gaz sont beaucoup moins solubles dans la glace que dans l'eau: de sorte que celle-ci abandonne, en se congelant, presque tous ceux qu'elle tient en dissolution. Une portion du gaz est libérée à l'état de bulles, mais la plus grande partie va sursaturer l'eau restée liquide; c'est cette sursaturation qui provoque le dégagement observé avec la plante, tandis que les autres bulles dégagées restent incluses dans la glace et la rendent toute blanche.

Mais le phénomène devient tout à fait intéressant quand s'opère le dégel, car une action exactement inverse tend à se produire. Pour l'observer commodément, on détache avec la lame d'un couteau une feuille d'*Elodea*, que l'on porte rapidement sur une lame de verre refroidie, et de là sur le porte-

objet du microscope; en l'examinant alors à un faible grossissement, on voit qu'une injection complète est en train de s'accomplir pour toutes les lacunes, et que l'eau pénètre si rapidement dans celles-ci que les lignes noires représentant l'air fuient et disparaissent de tous côtés, sous les yeux mêmes de l'observateur; en très peu d'instants la feuille est tout entière translucide, l'injection est parfaite. Ce phénomène inverse est dû au retour subit de la glace, qui avait abandonné les gaz en se formant, à l'état d'eau liquide qui tend au contraire à les reprendre avec énergie : on voit, en effet, les petites bulles incluses dans la glace fondante diminuer rapidement de volume et disparaître dans le liquide résultant. La même chose a lieu pour la plante, avec cette différence que l'eau doit pénétrer à travers les parois pour arriver aux lacunes; mais cette pénétration est rendue très facile, sans doute grâce à la contraction extrême du protoplasma, très visible au microscope. J'ai répété plusieurs fois cette expérience avec un plein succès, non seulement sur l'*Elodea*, mais encore sur des racines possédant des lacunes analogues; sa réversibilité, dans un sens, réunit en une démonstration unique ce que nous avons dit précédemment.

Tout ce que nous venons de dire montre qu'il existe, par le simple fait des relations de l'atmosphère interne avec l'eau ambiante, des causes qui déterminent souvent des variations étendues de la pression interne; ces variations reconnaissent uniquement pour cause le milieu externe, du moins dans ce que nous avons vu jusqu'à présent; toutefois la plante peut aussi concourir à produire des variations analogues en remplaçant tel gaz à diffusion lente par tel autre à diffusion rapide, ou inversement. Nous verrons tout à l'heure, en étudiant la composition de l'atmosphère interne, comment se produisent et se combinent ces deux causes agissantes; mais je crois qu'il est nécessaire, pour aborder cette deuxième étude et pour la relier à la précédente, de dire auparavant quelque chose de plus détaillé sur le dégagement des bulles, considéré indépendamment des causes premières qui le déterminent;

car c'est sur ce dégagement que s'appuient nos expériences ultérieures.

2° *Du dégagement naturel des bulles par les plantes aquatiques.*

Lorsque, pour une cause quelconque, la pression de l'air contenu dans les lacunes devient assez forte, on voit souvent apparaître un jet continu de bulles en une région indéterminée de la plante. Ce phénomène constitue, à proprement parler, un deuxième mode d'échanges, à placer à la suite de la diffusion ; mais il est essentiellement accidentel, quoique très fréquent, et son étude ne nous arrêterait pas longtemps si elle ne nous permettait d'aborder celle de l'atmosphère interne.

On croyait autrefois que les plantes aquatiques ne pouvaient rejeter les gaz que par cette seule voie, et à ce titre ce mode d'échanges a été fréquemment étudié. Mais il est à remarquer que toutes les recherches devaient nécessairement être incomplètes, car nous savons qu'il est impossible d'aborder ce deuxième mode d'échanges sans connaître d'abord le premier, en partie au moins. De là les erreurs qui n'ont été reconnues que du jour où l'on a songé que les gaz pouvaient entrer dans la plante à travers l'épiderme et s'y amasser sous pression ; nous avons exposé dans l'historique la manière dont les observations amenèrent peu à peu à reconnaître ce fait important, ce qui permit d'exposer la théorie probable des échanges gazeux chez ces végétaux.

1. *Lieu de sortie.* — Le lieu de sortie des bulles est toujours une déchirure, une blessure accidentelle, comme l'a bien reconnu M. Van Tieghem (1866) (1). On le vérifie facilement, comme nous l'avons vu plus haut, en plaçant la plante soit au soleil dans de l'eau ordinaire, soit, ce qui est plus simple, dans de l'eau sursaturée de gaz carbonique ; on voit des bulles

(1) Voy. *Bull. Soc. bot.*, 1866, p. 415.

nombreuses sortir de la section de la tige comme du tube abducteur d'un appareil de chimie, d'autant plus serrées qu'elles sont plus fines, et parfois tellement petites qu'elles forment un fil continu qui ondule dans le liquide comme un fil de soie. Si la section de la tige est ancienne, il arrive souvent que les bulles sortent d'un autre point situé sur la tige, sur une feuille ou même sur une racine ; mais dans tous les cas ce lieu de sortie est une déchirure de l'épiderme, et généralement cette déchirure était préparée par une petite altération locale de celui-ci : on voit au microscope que les cellules y sont devenues jaunes ou brunes (fig. 5, *a*), et probablement l'ouverture était à peu près faite avant même que la sortie des bulles eût commencé.

Du reste, des blessures plus ou moins profondes sont extrêmement fréquentes chez ces plantes. M. Van Tieghem signale de petits vers, des mollusques qui viennent ronger bien souvent leurs tissus délicats ; j'ai répété ces observations et j'ai vu en outre de nombreuses larves aquatiques d'insectes faire la même chose ; j'ai assisté plusieurs fois au moment précis où, l'épiderme étant attaqué, un jet de bulles sortait vivement sous les mandibules de la larve, sans paraître du reste gêner celle-ci le moins du monde. Certaines larves mangent directement la plante ; d'autres, comme les phryganes que j'ai vues à l'œuvre, se bâtissent un nid à l'aide de fragments de feuilles et de tige ; d'autres enfin, les plus petites, se logent dans les tissus mêmes qu'elles viennent d'attaquer et y trouvent à la fois le vivre et le couvert ; parfois, chose curieuse, la larve reçoit dans son propre nid les bulles dégagées et vit ainsi dans une sorte de chambre pleine d'air libre à la manière de l'argyronète aquatique.

Il est bien rare qu'une plante aquatique n'héberge pas ainsi à ses dépens quelque hôte vorace qui, la blessant chaque jour, ouvre sans cesse une communication libre entre l'intérieur et l'extérieur : on trouve parfois une quantité énorme de très petits vers ressemblant à des filaires, qui attaquent de préférence les parties jeunes, le point végétatif, la base des

feuilles, les racines, rentrant et sortant sans cesse, surtout lorsqu'un brillant soleil semble exciter leur activité.

Enfin, un grand nombre de plantes aquatiques, mais surtout l'*Elodea*, sont attaquées par une maladie qui donne aux parties atteintes un aspect brun rougeâtre de rouille ; les tissus deviennent alors excessivement mous dans les parties atteintes, et ceci favorise la production spontanée d'ouvertures de dégagement; mais il arrive aussi que la maladie, gagnant d'une place à l'autre, se répand sur la totalité de la plante, qu'elle détruit alors peu à peu.

A la suite de toutes ces causes d'ouvertures, essentiellement accidentelles, faut-il admettre la possibilité d'une déchirure directe, sous l'effort seul d'une pression interne très grande? Je possède quelques observations qui sembleraient démontrer que la chose est possible, une déchirure se produisant là où l'épiderme est particulièrement délicat, à l'aisselle des feuilles de préférence. Mais le fait, s'il est réel, est très rare, et ne se produit que sous un excès de pression interne considérable. Il est donc à peu près inutile de nous en occuper.

Dans tous les cas où il y a déchirure, en observant pendant quelque temps le même sujet, on reconnaît toujours que la blessure finit par se cicatriser, le jet de bulles cesse de s'y produire et d'autres jets prennent naissance ailleurs.

2. *Résistance à la sortie des gaz sous forme de bulles.* — Il faut, pour que les gaz sortent sous forme de bulles, un excès de pression interne assez considérable. Les lois de la capillarité démontrent que cet excès doit être d'autant plus grand que les bulles tendent à sortir par une ouverture plus étroite, car c'est là que se trouve le lieu de résistance. C'est pour cela que les stomates, lorsqu'ils existent chez ces plantes, ne peuvent permettre la sortie des bulles, sauf dans le cas spécial des plantes aériennes plongées dans l'eau, car une couche gazeuse reste alors adhérente à la surface pendant quelque temps.

Cet excès de pression nécessaire à la sortie des bulles est

surtout indispensable pour déterminer le phénomène, pour déboucher en quelque sorte l'ouverture : il en résulte que, le plus ordinairement, les gaz ne s'échappent pas du tout sous cette forme, mais seulement par diffusion générale. C'est pourquoi les anciens auteurs, ne voyant les bulles se dégager que sous l'influence directe du soleil, et à une température moyenne assez élevée, croyaient à tort que l'assimilation chlorophyllienne n'existait pas pour ces plantes à la lumière diffuse et aux basses températures (1).

Nous verrons plus loin d'autres raisons qui portent à penser que ce mode de sortie n'a dans les échanges qu'une importance assez secondaire, tandis que la diffusion se continue sans cesse et est le seul procédé normal par lequel s'effectuent les échanges gazeux nécessaires à la plante.

3. *Autre sorte de bulles.* — Lorsque les conditions sont particulièrement favorables au dégagement des bulles provenant des lacunes, ce qui a lieu surtout lorsque l'eau est sursaturée par une élévation de température, il n'est pas rare de voir des bulles parfois très nombreuses se former un peu partout sur les feuilles, les tiges, les racines, et subsister longtemps avant de se détacher ; le départ de ces bulles n'a rien de régulier, de sorte qu'elles ne peuvent pas du tout être confondues avec les précédentes (la figure 4, p. 114, montre les deux sortes de bulles : les unes régulières en *t*, les autres irrégulières en *t'*). Du reste, elles se forment toujours sur une surface dépourvue de toute déchirure, et ne proviennent pas de l'intérieur ; une étude attentive démontre qu'elles tirent leur origine de ces *atmosphères superficielles* si minces dont nous avons parlé dans l'introduction, et qu'elles ne grossissent guère qu'aux dépens des gaz dissous dans l'eau ambiante. Il est bien intéressant de voir ces atmosphères superficielles exister sur des êtres vivants ; nous avons vu que c'est M. Merget qui a découvert et généralisé leur présence normale et constante sur tous les corps inertes ou vivants plongés dans

(1) Cloëz et Gratiolet, *loc. cit.*

l'eau et jusque dans les tissus mêmes des animaux; il nous est malheureusement impossible de rapporter ici les expériences aussi simples qu'ingénieuses par lesquelles M. Merget est arrivé à donner cette démonstration, car cela nous entraînerait dans trop de détails (1). Mais il est facile de faire des observations directes pour le cas que nous avons à considérer.

Lorsque dans une eau bien claire, lentement renouvelée, on observe par un soleil très vif du mois d'août les plantes et les animaux qui y vivent, on les voit souvent recouverts de bulles nombreuses ressemblant à autant de perles brillantes qui miroitent aux rayons du soleil; j'en ai vu se former parfois jusque sur les yeux de poissons vivant dans un grand aquarium. Pour les plantes, l'apparition de ces bulles n'est pas régulière, ni la même chez toutes les espèces; chez quelques-unes, surtout chez certains *Potamogeton* à surface cireuse (par exemple le *Potamogeton crispus*), elles sont très abondantes; mais elles n'apparaissent bien nettement dans la plupart des cas que lorsque la plante vient d'être plongée dans une eau sursaturée, après un court séjour dans l'air libre. Elles semblent alors se produire surtout sur les régions périphériques, vers des pointes ou des aiguillons durs que possèdent souvent les feuilles de ces plantes.

Mais c'est chez les plantes qui ne possèdent pas de lacunes internes, comme les Algues, que ce dégagement spécial des bulles acquiert une importance réellement très grande, comme on le verra plus loin.

3° *Emploi du dégagement des deux sortes de bulles pour l'étude expérimentale de l'atmosphère interne.*

C'est au moyen du dégagement de bulles venant *de l'intérieur* de la plante que j'ai pu me procurer une portion de

(1) M. Merget se sert pour les êtres vivants de trois méthodes d'expérimentation, employées par M. Gernez pour prouver l'existence de la couche gazeuse adhérente sur les corps solides; ce sont : 1° l'échauffement; 2° l'évaporation dans le vide; 3° l'action des liqueurs sursaturées (voy. *loc. cit.*).

l'atmosphère interne sans faire subir aucune manipulation à la plante, ni même la toucher. Le gaz ainsi dégagé, s'il provient uniquement d'une eau sursaturée, est entré par diffusion à travers les parois de la plante, et la diffusion a été continue par suite de la différence constante de pression établie par le départ des bulles (p. 105). Toutefois deux causes viennent encore troubler cette diffusion, les deux mêmes qui s'étaient présentées dans notre première étude : la respiration, et le petit excès de pression nécessaire au dégagement des bulles (p. 85); la première agit en remplaçant une portion de l'oxygène par du gaz carbonique; la deuxième diminue un peu la différence des pressions qui détermine la diffusion, et par suite diminue aussi l'enrichissement relatif en oxygène du mélange qui passe. Si ces deux causes perturbatrices n'existaient pas, nous aurions, en admettant que la paroi fût vraiment assimilable à une lame d'eau, le cas d'une bulle plongée dans une solution sursaturée et la diffusion y serait maxima. Or il existe justement à côté de la plante, dans cette même solution, des bulles remplissant ces conditions : les atmosphères superficielles de la plante (ou celles des surfaces immergées du vase) sont dépourvues de parois propres, et dès lors reçoivent par diffusion directe, sans obstacle ni altération, les gaz qui sortent de l'eau ambiante. Nous pouvons donc dire que l'analyse du gaz dégagé par ces atmosphères superficielles nous donne la composition qu'aurait le gaz diffusé dans la plante, si la respiration et un petit excès de pression ne venaient la troubler; tandis que l'analyse du gaz dégagé par les ouvertures et venant de l'intérieur nous donne la composition réelle de ce gaz; par différence, on peut donc connaître l'action perturbatrice totale de la respiration et de l'excès intérieur de pression.

Tel est le principe de la méthode que j'ai suivie dans mes expériences. On voit qu'on évite ainsi les analyses et les calculs se rapportant aux pressions des gaz dans l'eau sursaturée, en donnant directement par l'expérience ce que devrait être l'atmosphère interne, et ce qu'elle est en réalité. Il est vrai que nous nous appuyons pour cela sur le résultat de nos pre-

mières expériences, en supposant que la paroi est réellement assimilable à une lame d'eau ; mais nous verrons que rien ne viendra contredire cette donnée première, tout au contraire.

Dans les expériences que je vais rapporter, je n'ai employé en général que de faibles différences de pression. Pour déterminer la sursaturation de l'eau, j'ai fait usage tantôt d'une élévation de température, tantôt d'une diminution de pression, tantôt encore d'une sursaturation faite naturellement par une compression antérieure accompagnée de dissolution gazeuse.

A. Plante a l'obscurité. — 1. *Composition de l'atmosphère interne, quand la plante est dans une eau sursaturée par élévation de température.* — L'eau ordinaire fournie par le service des eaux de la ville de Paris est normalement bien aérée, et c'est elle que j'ai employée pour expérimenter. Dans les premières expériences, je la chauffais au moyen de la vapeur d'eau circulant dans un tube ; pour éviter de monter un appareil spécial, j'employais le réfrigérant de l'appareil à extraction des gaz de leurs solutions ; la température du bain-marie de cet appareil, amenée au voisinage de 100 degrés par un réglage convenable des robinets du fourneau à gaz, maintenait dans le vide du ballon une forte ébullition ; les vapeurs ainsi produites, se condensant sur les parois internes du tube traversant le réfrigérant, échauffaient peu à peu l'eau lentement renouvelée qui circulait tout autour. De cette manière l'eau ne se trouvait jamais en contact avec une paroi trop chaude et gardait la plus grande partie de ses gaz dissous, même à une température dépassant 35 degrés.

Elle était donc fortement sursaturée (probablement à près de 2 atmosphères) ; je l'amenais dans un cristallisoir de 3 ou 4 litres d'où elle débordait sans cesse en renouvelant la masse et l'agitant (fig. 4) (1).

Le 9 novembre, les choses étant ainsi disposées dans un

(1) C'est pour la clarté du dessin que cette figure représente un vase incomplètement rempli d'eau, et que le tube amenant cette eau n'est pas indiqué.

coin sombre du laboratoire, je plongeai dans l'eau sursaturée :

1° Un bouquet *p* d'*Elodea*, coiffé par sa base par un tube de verre *t* faisant office d'éprouvette à recueillir les gaz dégagés par les sections ;

2° Un entonnoir *e*, bien lavé, surmonté d'un semblable tube-éprouvette *t'*, et fixé au-dessus du reste des *Elodea*, de manière à recueillir les gaz dégagés par les atmosphères superficielles ;

3° Un deuxième entonnoir *ciré à l'intérieur*, surmonté d'un

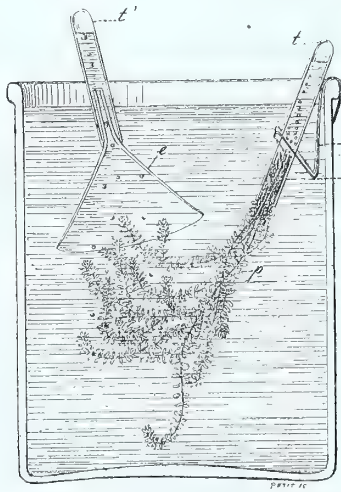


Fig. 4. — Dispositif permettant d'obtenir les deux sortes de bulles dégagées par une plante aquatique. — La plante *p* a toutes ses tiges réunies en un faisceau *b*, amenant dans un tube *t* les gaz venant *de l'intérieur* de la plante (*s*, support). — Les bulles formées *à l'extérieur* se dégagent dans un entonnoir *e*, et de là dans une éprouvette *t'*.

tube-éprouvette, et destiné à recueillir les bulles dégagées par les atmosphères superficielles se formant à son intérieur (non représenté sur la figure).

Dès le début de l'expérience, des bulles nombreuses se mirent à sortir de toutes les sections des tiges et à se rassembler dans le haut du tube correspondant ; en même temps le bouquet d'*Elodea* était emperlé d'une multitude de bulles superficielles qui se dégageaient irrégulièrement de temps à autre dans l'entonnoir jusqu'au haut du deuxième tube ;

quant aux parois cirées de l'autre entonnoir, elles étaient tapissées d'une nappe uniforme de bulles superficielles dont l'une ou l'autre se détachant aussi par instants était aussitôt recueillie dans le troisième tube.

Après avoir rejeté les premières portions, je commençai à recueillir les gaz; voici les résultats obtenus dans cette expérience :

1. Gaz sortis *de l'intérieur des plantes* par la section des tiges; de trois heures à six heures, il a été recueilli $5^{cc},5$ de gaz, soit $1^{cc},8$ à l'heure; composition centésimale :

CO^2	2,14
O	18,86
Az	79,40

2. Gaz dégagés librement *à la surface* des feuilles et des tiges; de quatre heures vingt-cinq minutes à cinq heures quarante minutes, il a été recueilli 11 centimètres cubes de gaz, soit $8^{cc},8$ à l'heure :

CO^2	0,69
O	23,08
Az	76,23

3. Gaz dégagés librement à la surface interne de l'entonnoir ciré; de trois heures cinquante minutes à cinq heures cinquante minutes, il a été recueilli $2^{cc},5$ de gaz, soit $1^{cc},25$ à l'heure :

CO^2	0,30
O	23,59
Az	76,11

A six heures vingt minutes j'ai fait l'extraction des gaz de cette eau; la température y était alors de 33 degrés. Voici la composition de ce mélange :

CO^2	2,10	ce qui correspondrait	0,04
O	31,04	à un air	18,66
Az	66,87	ayant pour composition :	81,30

Si nous examinons ces compositions centésimales, nous voyons que les atmosphères superficielles, celles de la plante comme celles de l'entonnoir, ont dégagé des mélanges plus riches en oxygène et en gaz carbonique que ne le serait un air en équilibre *indéfini* avec l'eau où ils se sont formés; ce dernier, en effet, n'aurait contenu que 18,66 pour 100 d'oxygène, tandis que les mélanges obtenus contiennent de 23 à 23,50 pour 100 de ce même gaz. Cet excès est dû à la vitesse de sortie de l'oxygène, vitesse qui est plus grande que pour l'azote. Théoriquement, l'atmosphère interne de la plante pouvait aussi être regardée comme une bulle plongée dans cette eau, et par suite aurait dû dégager un mélange contenant aussi 23 pour 100 d'oxygène; en réalité le mélange réellement dégagé ne contient que 18,86 pour 100 de ce gaz. La différence était prévue, comme nous l'avons dit plus haut : elle représente la somme des actions perturbatrices dues à la respiration et à l'excès de pression déterminant le dégagement des bulles. Mais nous pouvons affirmer que c'est la respiration qui a la plus large part dans ces troubles, car il s'est trouvé dans le gaz dégagé une proportion considérable de gaz carbonique, tellement forte même qu'une diffusion de sens contraire a dû se produire et déterminer une augmentation de la proportion relative d'azote.

Ici donc la théorie a pu prévoir à l'avance les résultats de l'expérience, et ceci confirme les données de notre raisonnement, données qui ont été obtenues d'une part dans l'introduction physique, d'autre part, dans notre étude de la diffusion. Toutefois la respiration était encore si intense dans mes expériences, que je devais chercher une autre méthode. Seulement, avant de quitter celle-ci, je tiens à faire les remarques suivantes :

1° La proportion relative d'oxygène contenue dans les bulles dégagées de l'intérieur de la plante est très voisine de celle qui existerait dans l'air en équilibre indéfini avec l'eau extérieure; c'est-à-dire que, même dans ce cas où il existait une forte respiration, la diffusion est assez rapide pour que

l'atmosphère interne possède une composition voisine de celle de l'air libre.

2° Les atmosphères superficielles de la plante et celles de l'entonnoir ont dégagé des mélanges gazeux très semblables comme composition; ceci démontre que *les gaz qui apparaissent à la surface des plantes submergées proviennent seulement de l'eau extérieure, et non pas de l'intérieur de la plante*, du moins en très grande partie. Cette remarque est importante; elle montre en particulier combien ceux qui se borneraient à faire l'analyse des gaz dégagés, dans certaines conditions particulières, par une plante aquatique, pourraient être induits en erreur; les atmosphères superficielles ont en effet dégagé beaucoup plus de gaz que les lacunes, et cet air contient une proportion notablement plus forte d'oxygène que l'air ordinaire; de sorte qu'on pourrait croire à un phénomène d'assimilation chlorophyllienne qui se continuerait indéfiniment à l'obscurité. En réalité on aurait simplement devant soi un phénomène purement physique. Mais je crois que c'est une cause d'erreur qu'il ne faudra pas perdre de vue quand on voudra étudier avec soin l'assimilation chlorophyllienne des plantes aquatiques.

2. *Sursaturation naturelle.* — A la suite des expériences précédentes, je reconnus que l'eau formée par les conduites d'eau du laboratoire se trouvait naturellement sursaturée.

Les plantes que j'y laissais séjourner dégageaient sans cesse des bulles, même à l'obscurité complète. Dans ces conditions, il était bien plus facile d'expérimenter que précédemment. L'eau fut amenée dans un cristallisoir en verre de 10 ou 12 litres de capacité, et s'écoulait nuit et jour à raison de 1 litre par minute en produisant un courant violent dans toute la masse liquide qu'elle renouvelait sans cesse. Aux bords du cristallisoir des liens de fil de fer coudés (fig. 5, *s*) soutenaient de nombreux tubes de verre renversés, destinés à recueillir les gaz dégagés dans chacun par un lot pesé de plantes.

En outre un entonnoir ciré fut placé dans l'eau comme

dans l'expérience précédente. La température restait à très peu près constante et égale à 12 degrés le jour comme la nuit. Les plantes se trouvaient ainsi placées dans des conditions non seulement naturelles, mais très favorables et purent s'accroître notablement pendant les séries d'expériences. Pendant plus d'une semaine, le courant d'eau fut maintenu nuit et jour, et un dégagement régulier et continu de bulles se produisit dans tous les tubes, sans aucune interruption. Les volumes dégagés étaient mesurés pour la plupart des lots, ce qui permit d'apprécier la diffusion absolue relativement au poids (voy. p. 123).

Voici les résultats de quelques-unes des analyses :

20 novembre. — Gaz dégagés librement à la surface interne d'un entonnoir ciré :

CO^2	1,47
O	19,24
Az	79,29

20 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur d'un rameau de *Ceratophyllum*, pesant $23^{gr},3$ (obscurité) :

CO^2	0,69
O	18,41
Az	80,89

21 novembre. — Gaz dégagés librement à la surface interne de l'entonnoir ciré; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à deux heures (le 21 novembre), il a été recueilli $4^{cc},40$:

CO^2	0,64
O	19,59
Az	79,77

21 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur du rameau de *Ceratophyllum*, pesant $23^{gr},3$; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à trois heures dix minutes (le 21 novembre), il a été recueilli $7^{cc},85$ (soit $1^{cc},57$ à l'heure et par 100 grammes de plante) :

CO^2	0,46
O	19,08
Az	80,47

21 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur d'un rameau de *Ceratophyllum*, pesant 27^{gr},7 ; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à trois heures quinze minutes (le 21 novembre), il a été recueilli 10 centimètres cubes (soit 1^{cc},40 à l'heure et par 100 grammes) :

CO^2	0,47
O	19,45
Az	80,08

24 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur du rameau de *Ceratophyllum*, pesant 27^{gr},7 :

CO^2	0,85
O	19,11
Az	80,04

La première chose qui frappe en considérant ces diverses compositions gazeuses, c'est la grande ressemblance qu'elles ont entre elles : *le gaz dégagé par les atmosphères superficielles ne diffère pas sensiblement de celui dégagé par l'intérieur des plantes;* les différences tiennent probablement à des variations individuelles. Or il est à remarquer que, dans ces circonstances, le dégagement était très lent, il fallait souvent plus de deux heures pour recueillir la quantité de gaz nécessaire à l'analyse.

Il semblerait donc que, à mesure qu'on fait agir *de moins fortes différences de pression* et que la température est moins élevée, la composition de l'atmosphère interne se rapproche davantage de celle des bulles en libre équilibre avec l'eau ambiante. C'est-à-dire que de moins en moins la respiration et l'excès de pression interne viennent troubler la diffusion, comme l'indiquait en effet la théorie. Mais il n'y a pas dans ce résultat une simple confirmation de nos prévisions; il y a

encore ce fait important que, dans les conditions particulièrement favorables, il est vrai, où nous avons expérimenté, *la respiration se trouve très largement compensée par la diffusion;* si largement même qu'il est impossible d'apprécier le trouble qu'elle apporte dans l'équilibre entre l'atmosphère interne et les gaz de l'eau ambiante. Ceci montre avec certitude qu'il existe un rapport spécial entre l'épaisseur et les propriétés diffusantes de la paroi à travers laquelle s'établit l'équilibre et l'intensité respiratoire de la plante. Et comme cet équilibre est d'autant plus voisin d'être atteint que l'on introduit de plus faibles différences de pression, c'est-à-dire que l'eau est moins sursaturée, nous pouvons dire qu'à la limite : *dans les conditions ordinaires et à l'obscurité les pressions gazeuses sont à peu près les mêmes de chaque côté de la paroi des plantes submergées* (1).

On peut exprimer la chose d'une manière plus frappante en disant que :

1° *L'atmosphère interne des plantes submergées est de l'air presque pur, ayant à peu près la composition de l'air libre, si l'eau est normalement aérée.*

2° *Cette ressemblance de composition tient à ce que la respiration est très largement compensée par les échanges diffusifs qui ont lieu avec les gaz dissous dans l'eau extérieure.*

Ces conclusions sont extrêmement importantes, car elles nous éclairent beaucoup sur les conditions réelles dans lesquelles se produisent les échanges gazeux respiratoires chez ces plantes. Nous avons le droit de les formuler pour les plantes placées dans les conditions naturelles, en dehors de toute expérience, car les conditions expérimentales précédentes sont très voisines de ce qui se présente normalement dans la nature

(1) Il serait absolument faux de dire que les *compositions gazeuses* sont égales de part et d'autre de la paroi; elles sont au contraire aussi différentes que celles d'une bulle avec l'eau qui l'entoure, que celles d'une masse d'eau aérée et de l'air qui la surmonte; ce sont les *pressions gazeuses seules*, telles que nous les avons définies (p. 53), qui sont à peu près égales de part et d'autre de la paroi.

et même se trouvent fréquemment réalisées. Elles sont, il est vrai, en contradiction avec les résultats obtenus par divers auteurs qui ont étudié l'atmosphère interne des plantes *terrestres*. M. Peyrou en particulier, dans un travail récent (1), indique au maximum une proportion de 17 pour 100 d'oxygène et cette proportion descend parfois à 1 pour 100. Mais il faut attribuer cette forte divergence d'un côté à la nature spéciale des plantes étudiées, de l'autre au mode expérimental suivi par l'auteur; dans l'extraction des gaz internes par le vide et la chaleur, il se produit une respiration intense comme nous l'avons déjà vu (p. 72), et comme l'indiquent aussi les fortes proportions de gaz carbonique trouvées dans le mélange par l'auteur lui-même. J'ai du reste repris ces expériences dans des conditions de rapidité beaucoup plus grandes, comme on le verra plus loin, et j'ai observé de moins fortes divergences que M. Peyrou.

Les conditions des expériences présentes sont au contraire absolument naturelles, la respiration est la même que ce qu'elle est en temps ordinaire, et notre méthode nous permet de faire *indéfiniment* des prises successives *sur la même plante* sans jamais lui faire subir aucune manipulation préjudiciable. Pour ces diverses raisons, nos résultats sont certainement plus rapprochés de la vérité que les précédents (2).

J'ai fait aussi plusieurs autres expériences dans lesquelles la sursaturation de l'eau était produite d'autres manières; je crois inutile de les rapporter, car elles ne font que confirmer encore les mêmes résultats.

(1) *Thèse de doctorat ès sciences*. Paris, 1888.

(2) Il est une objection qui pourrait être faite à la méthode que j'ai employée : c'est qu'en recueillant les gaz dégagés par les sections des tiges dans des tubes formant éprouvettes, ces gaz peuvent modifier leur composition gazeuse réelle et se mettre en équilibre avec l'eau à travers laquelle ils passent; mais j'ai pu éviter cet inconvénient en rassemblant les bases des tiges en un faisceau qui se trouvait serré dans le tube, de manière à empêcher le renouvellement de l'eau comme par un bouchon *b*, et en ne procédant à l'analyse qu'après avoir recueilli en gaz au moins un tiers du tube; dans ce but j'employais des tubes de très faible capacité (voy. fig. 4).

B. Plante a la lumière. — Nous venons de voir qu'à l'obscurité les échanges gazeux normaux de la plante sont largement satisfaits par la diffusion telle qu'elle s'opère à travers les parois limitant les lacunes d'avec l'eau ambiante. Lorsque la plante est placée à la lumière dans une eau contenant du gaz carbonique en bonne proportion, de nouveaux échanges gazeux, beaucoup plus énergiques, apparaissent de la part de la plante; il est intéressant de voir si là encore la diffusion peut y suffire à elle seule. Pour faire cette étude, il était nécessaire de pouvoir séparer l'effet de la lumière de tout autre effet ; c'est pourquoi j'ai fait simultanément deux séries d'expériences, les unes à la lumière, les autres à l'obscurité; comme il fallait employer de l'eau sursaturée pour ces dernières, j'ai employé la même eau sursaturée pour toutes les deux, afin d'avoir des conditions absolument comparables.

1. *De l'atmosphère interne quand la plante est exposée à la lumière dans une eau sursaturée par élévation de la température.* Les expériences entreprises avaient primitivement pour but de reconnaître la *différence de pression gazeuse constante* amenée de part et d'autre de la paroi par un éclairement déterminé.

Le 16 novembre, deux grands cristallisoirs de 12 litres, en verre, sont placés l'un à la lumière, l'autre à l'obscurité, et reçoivent sans cesse un mince filet d'eau ordinaire; en même temps, un tube en T amène dans chaque cristallisoir un courant de vapeur d'eau qui chauffe l'eau et la maintient à une température de 25 à 30 degrés. Des lots pesés de plantes diverses y sont placés, et les tiges, récemment sectionnées, sont introduites sous des tubes formant éprouvettes.

Tout d'abord la vapeur fait apparaître des bulles très fines, très nombreuses dans toute la masse de l'eau ; puis, sur les parois des vases et sur les plantes, naissent aussi des bulles en quantité considérable, tandis que la section de chaque tige dégage d'autres bulles dans le tube correspondant. Le dégagement a commencé à dix heures trente minutes ; à midi, tout

ce qui était passé dans les tubes est rejeté, et ce n'est que ce qui passe ensuite qui est recueilli.

Journée sans lumière vive; nuages; soleil très faible le soir.

L'obscurité est à peu près complète dans l'autre cristallisoir, grâce à un manchon et à un couvercle de papier noir épais.

De midi à quatre heures et demie (coucher du soleil) les volumes suivants ont été dégagés (température variant de 26 à 28 degrés dans chaque cristallisoir) :

LUMIÈRE

Sujets	Poids	Volumes dégagés	Ce qui fait par 100 grammes de plantes et par heure	Moyenne
Elodea	5 grammes	$2^{cc},93$	$13^{cc},16$	$13^{cc},06$
Elodea	$5^{gr},15$	3^{cc}, »	$12^{cc},96$	
Stratiotes	9^{gr}, »	2^{cc}, »	$4^{cc},03$	$4^{cc},03$
Ceratophyllum	$5^{gr},85$	$1^{cc},15$	$4^{cc},38$	$4^{cc},31$
Ceratophyllum	$10^{gr},85$	$2^{cc},07$	$4^{cc},24$	
Ceratophyllum	$23^{gr},30$	$2^{cc},50$	$2^{cc},40$	$2^{cc},40$

OBSCURITÉ

Sujets	Poids	Volumes dégagés	Ce qui fait par 100 grammes de plantes et par heure	Moyenne
Elodea	$5^{gr},08$	$0^{cc},71$	$3^{cc},11$	2,79
Elodea	$4^{gr},95$	$0^{cc},55$	$2^{cc},47$	
(α) *Stratiotes*	$11^{gr},75$	$1^{cc},18$	$2^{cc},22$	2,53
(β) *Stratiotes*	$11^{gr},75$	$1^{cc},45$	$2^{cc},78$	
Ceratophyllum	$11^{gr},95$	1^{cc}, »	$2^{cc},42$	1,91
Ceratophyllum	$27^{gr},70$	$1^{cc},75$	$1^{cc},40$	

L'inspection de la dernière colonne montre immédiatement que la lumière, quoique très faible, a eu une influence importante sur le dégagement; celui-ci est à peu près quadruplé pour les lots d'*Elodea;* il n'est que doublé pour le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes*, ce qui montre que pour la même influence les plantes se comportent différemment selon leur nature. Il est même possible de reconnaître des différences

individuelles dans la même espèce, et ces différences sont très fortes dans les *Ceratophyllum;* mais j'ai reconnu qu'elles étaient dues essentiellement à la lenteur de la circulation des gaz (voy. p. 91), plus grande dans les longues tiges (lot de $27^{gr},70$) que dans les courtes; lorsque en effet le courant est moins rapide, il tend à devenir le même partout, comme le montrent les volumes recueillis le 17 novembre, au moyen de l'eau ordinaire non chauffée, mais naturellement sursaturée :

Ceratophyllum à l'obscurité dans l'eau sursaturée, température 12 degrés; volumes dégagés (de onze heures trente minutes à une heure quarante-cinq minutes) :

Lot de $11^{gr},85$....	$0^{cc},5$	soit par 100 grammes et à l'heure			$1^{cc},3$
Lot de $23^{gr},30$....	1^{cc}, »		—	—	$1^{cc},3$
Lot de $27^{gr},70$....	$1^{cc},20$		—	—	$1^{cc},3$

J'ai comparé les volumes dégagés par des *poids* égaux :

Il eût sans doute été préférable de comparer les volumes dégagés par des *surfaces égales;* mais ici l'appréciation des surfaces est difficile, à cause de la forme ramifiée des plantes; j'ai pourtant réussi à les mesurer dans certains cas, et j'ai reconnu que la surface d'un même poids de plante varie notablement même chez une seule espèce; il y aurait donc des recherches complémentaires à faire dans ce sens.

Quant à l'explication qu'il faut donner de cet accroissement si notable des volumes dégagés, elle est très facile. Nous savons en effet que lorsque les pressions propres de chaque gaz sont différentes de part et d'autre de la paroi, il se produit des entrées et des sorties qui tendent à rétablir l'équilibre. Si les rentrées surpassent les sorties, la pression interne augmente. C'est ce qui se produit justement dans le cas de l'assimilation chlorophyllienne : le gaz carbonique rentre beaucoup plus facilement que ne sort l'oxygène qui en résulte après dislocation de la molécule CO^2; aussi la pression interne tend-elle toujours à augmenter dans ce cas, et cela d'autant plus que l'assimilation est plus énergique. Elle n'a pu le faire dans nos expériences, à cause des ouvertures qui permettaient

un libre dégagement, mais alors c'est le volume dégagé qui a considérablement augmenté, comme nous l'avons vu.

Nous analyserons tout à l'heure en détail les pressions qui ont déterminé ce dégagement, et nous montrerons que l'augmentation observée s'est partagée entre les trois gaz, à peu près dans une égale proportion, à cause du balayage interne qui se produisait; mais auparavant il nous faut connaître la composition des gaz ainsi dégagés.

2. *Influence de l'éclairement sur la composition des gaz dégagés.* — Nous venons de voir que la lumière a augmenté considérablement le volume total des gaz dégagés; mais nous savons que cet accroissement ne peut être dû qu'à un excès de diffusion rentrante; c'est ce que prouvent les analyses suivantes :

Lumière. — 5 grammes d'*Elodea* dans eau à 26 degrés, soleil très faible :

	Midi à 2^h40^m	2^h40^m à 3^h30^m
CO^2	0,92	2,19
O	24,83	25,51
Az	74,25	72,30

Obscurité. — 5 grammes *Elodea* dans eau à 27 degrés (midi à quatre heures) :

CO^2	1,19
O	16,50
Az	82,30

Lumière. — $10^{gr},80$, *Ceratophyllum* (midi à quatre heures) :

CO^2	1,83
O	26,14
Az	72,03

Obscurité. — $11^{gr},85$, *Ceratophyllum* (midi à quatre heures trente minutes) :

CO^2	1,37
O....................	16,20
Az....................	82,43

Il est curieux de voir que le gaz carbonique reste à peu près en égale proportion à la lumière ou à l'obscurité ; cela tient sans aucun doute à la diffusion extrêmement rapide de ce gaz, diffusion qui empêche l'assimilation de causer une diminution sensible de sa proportion à la lumière. Il n'en est pas de même de l'oxygène qui, comme on le voit, est très différent à la lumière et à l'obscurité : la différence est de 9 à 10 pour 100. Il en résulte que, à la lumière, l'oxygène contenu dans la plante doit équilibrer l'oxygène extérieur et peut-être même se diffuser au dehors. Mais par contre la pression propre de l'azote dans la plante se trouve abaissée, de 10 pour 100 environ, ce qui doit nécessiter une rentrée constante et considérable de ce gaz. Seulement il est impossible d'avoir une idée des pressions déterminant les entrées, et par suite de celles-ci, sans déterminer les valeurs absolues des pressions de part et d'autre de la paroi épidermique ; cette détermination a pu être faite d'une manière assez approchée, comme on va le voir dans ce qui suit.

3. *Calcul des forces élastiques absolues*. — 1° *Dans l'eau*. — Des prises d'eau faites dans chaque cristallisoir ont permis de connaître *à peu près* les forces élastiques des gaz dissous dans l'eau baignant les plantes ; ce n'est qu'approximativement que l'analyse a pu donner les forces élastiques *absolues* à cause de la difficulté que l'on éprouve avec l'eau ordinaire à faire une extraction complète des gaz dissous (voy. p. 43).

A trois heures quarante minutes, 54 centimètres cubes d'eau prise à la lumière donnent successivement :

	1cc,25 de gaz —	1cc —	Puis 0cc,40 d'un mélange non analysé.
CO^2	18,71	13,»	
O..........	28,20	2,3	»
Az.........	53,10	3,7	»

ce qui correspond, tous calculs faits, à environ 41^{cc},5 par litre d'un mélange gazeux comprenant :

CO^2	21,5
O	7,»
Az	13,»

En divisant ces quantités absolues par litre, par chaque coefficient de solubilité à 26 degrés, on a les forces élastiques de chaque gaz, la pression extérieure étant supposée égale à 1000 :

CO^2	21,5	:	0,83	=	26
O	7,»	:	0,027	=	259
Az	13,»	:	0,013	=	1000
					1285

Mais on exprime plutôt les pressions en prenant la pression extérieure égale à 100. En regard de ces pressions absolues nous plaçons les pressions relatives correspondantes :

	Pressions absolues	Pressions relatives
CO^2	2,6	2,»
O	25,9	20,2
Az	100,»	77,8
	128,5	100,0

Une autre prise d'eau fut faite à quatre heures quarante minutes, dans le cristallisoir placé à l'obscurité (température 27 degrés) ; 69 décimètres cubes donnent :

	1^{cc},65 de gaz	1^{cc},20
CO^2	23,66	91,»
O	22,73	2,»
Az	53,61	7,»

Ce qui correspond, tous calculs faits, à environ 39^{cc},5 par litre d'un mélange gazeux comprenant :

CO^2	21,1
O	5,7
Az	12,7

Un calcul identique au précédent donne ensuite :

	Pressions absolues	Pressions relatives
CO^2	2,5	2,1
O	21,1	17,3
Az	98,5	80,6
	121,1	100,0

Il est intéressant de comparer les pressions absolues dans l'eau à la lumière et dans l'eau à l'obscurité :

	Lumière	Obscurité
CO^2	2,6	2,5
O	25,9	21,1
Az	100,»	98,5
	128,5	122,1

Malgré les difficultés d'extraction, on voit qu'il existe certaines concordances remarquables entre ces deux solutions ; ainsi la pression propre du gaz carbonique est à peu près la même dans les deux eaux ; tandis que l'oxygène a acquis, grâce aux plantes, une pression plus forte dans l'eau à la lumière, et l'azote une pression moins forte. Toutefois les différences sont telles que l'eau à la lumière est en somme plus sursaturée $\left(\frac{128,5}{100}\right)$ que l'eau à l'obscurité $\left(\frac{122,1}{100}\right)$.

2° *Forces élastiques absolues dans la plante.* — Au même moment les pressions absolues dans l'atmosphère des lacunes sont (en supposant nul le petit excès de pression nécessaire à la sortie des gaz, ce qui n'est qu'approximatif) :

	Lumière	Obscurité
CO^2	1 à 2,2	1,2 à 1,4
O	25 à 26,0	16,0 à 16,5
Az	72 à 74,0	82,3 à 82,4
	100	100

Les différences absolues des pressions propres sont donc, de part et d'autre de la paroi, à peu près de :

	Lumière	Obscurité
CO^2	+ 1,6 à + 0,4	+ 1,3 à + 1,2
O	»	+ 5,1 à + 4,6
Az	+ 28,0 à + 26,0	+ 16,2 à + 16,1
	+ 28,5	+ 22,1

Ces différences sont toutes positives, mais plus fortes à la lumière pour l'azote. Il doit en résulter une diffusion plus considérable de ce gaz à la lumière, et c'est en effet ce qu'on a observé. La plante produisant en même temps une quantité d'oxygène assez grande pour empêcher toute diffusion rentrante de l'oxygène extérieur, la quantité absolue de chaque gaz rejetée a dû augmenter; il est facile de s'en assurer.

Pour l'*Elodea* nous avons vu (p. 123) que 100 grammes de plantes dégagent en moyenne à l'obscurité $2^{cc},79$ de gaz ; au lieu qu'à la lumière il s'en dégage en moyenne $13^{cc},06$. En multipliant ces nombres par chaque chiffre des compositions centésimales et divisant par 100, nous aurons les volumes absolus dégagés à l'heure et par 100 grammes :

Obscurité

CO^2 .... $1,19 \times \frac{2,79}{100} = 0^{cc},03$

O.................... $16,50 \times \frac{2,79}{160} = 0^{cc},46$

Az.................... $82,50 \times \frac{2,79}{100} = 2^{cc},30$

$2^{cc},79$

Lumière

—

CO^2........	$0{,}92 \times \frac{13{,}06}{100} = 0^{cc}{,}12$	$2{,}19 \times \frac{13{,}06}{100} = 0^{cc}{,}28$
O..........	$24{,}83 \times \frac{13{,}06}{100} = 3^{cc}{,}24$	$25{,}51 \times \frac{13{,}06}{100} = 3^{cc}{,}33$
Az.........	$74{,}25 \times \frac{13{,}06}{100} = 9^{cc}{,}70$	$72{,}30 \times \frac{13{,}06}{100} = 9^{cc}{,}44$
	$13^{cc}{,}06$	$13^{cc}{,}05$

Ainsi on voit donc, et c'est là le résultat le plus positif de cette série de calculs, que *la quantité absolue de tous les gaz augmente d'une manière considérable par l'action de la lumière.* La moyenne pour les *Elodea* observés est dans les conditions expérimentales précédentes :

	Obscurité	Lumière	Rapport $\left(\frac{l}{o}\right)$
	—	—	—
CO^2..........	0,03	0,20	6,7
O............	0,46	3,28	7,1
Az...........	2,30	9,57	4,2

On trouverait des résultats très analogues pour les autres plantes que nous avons étudiées plus haut, mais avec une moins grande différence entre les volumes absolus dégagés.

Il est utile de remarquer ici que l'oxygène rejeté à la lumière provient tout entier de l'extérieur, où il se trouvait à l'état de gaz carbonique ; ceci montre que ce dernier gaz se diffuse avec une rapidité extrême, conformément aux résultats que nous avions obtenus dans l'étude de la diffusion. Quant aux conclusions à tirer de cette étude comparée des atmosphères internes à la lumière et à l'obscurité, elles peuvent se réduire à deux :

1° *La lumière, en transformant dans la plante le gaz carbonique très diffusible en oxygène peu diffusible, tend à augmenter la pression intérieure;*

2° *Si une ouverture existe, permettant le dégagement de bulles libres, l'oxygène produit balaye sans cesse l'azote et le gaz carbonique des lacunes, ce qui détermine une rentrée constante et rapide des gaz de même espèce dissous dans l'eau extérieure.*

Il résulte de ce dernier fait que jamais la plante ne dégagera de l'oxygène pur dans l'eau ordinaire. C'est là l'explication exacte de cette curieuse circulation de l'azote que nous avons signalée dans l'historique, et dont M. Van Tieghem a donné la théorie réelle en 1869 (1).

Le résultat essentiel de ces échanges, c'est que la plante tend toujours à se mettre en équilibre avec le milieu externe; c'est-à-dire qu'ici même, *dans le cas de l'assimilation comme dans le cas de la respiration, l'atmosphère interne tend toujours à avoir la même composition que l'air libre qui serait en équilibre avec l'eau baignant la plante.*

4. *Variations absolues de la pression gazeuse.* — D'autre part, si nous comparons les variations de pression, mises en jeu par l'assimilation, avec celles produites par la respiration seule (p. 120), nous voyons que les premières surpassent de beaucoup les secondes, même lorsque la respiration est très exaltée par une température élevée (p. 117). On aurait pu le dire à l'avance; mais il en résulte que *les propriétés diffusives de la paroi*, si éminemment développées par la simplicité de sa structure et de sa constitution, *sont plus nécessaires pendant l'assimilation chlorophyllienne que pendant la respiration.* Un épiderme moins délicat suffirait certainement pour la rentrée du peu d'oxygène que demande la respiration; mais il se trouve bien approprié à la sortie de l'oxygène résultant de l'assimilation chlorophyllienne.

4° *Extraction directe et totale des atmosphères internes par le vide.*

Pour apprécier la composition gazeuse de l'atmosphère interne, dans les conditions naturelles de la végétation, nous nous sommes servis d'un léger excès de pression interne qui nous a donné une portion de cette atmosphère sous forme de bulles libres; ce n'est pas ainsi qu'ont agi la plupart de ceux

(1) Voy. *Compt. rend. Acad. Sc.*, 1869, p. 531.

qui ont voulu aborder le même problème; ils ont eu recours à l'extraction directe et totale de tous les gaz internes au moyen du vide (1). J'ai essayé de la même méthode, mais j'ai dû reconnaître bientôt que, malgré tous les soins pris et la rapidité extrême que j'ai pu atteindre par une méthode spéciale que j'ai imaginée, des causes d'erreur très graves rendaient à peu près illusoires tous les résultats obtenus : le procédé est vicieux en lui-même et il faut l'abandonner toutes les fois qu'il sera possible.

Je ne puis qu'énumérer ici quelques-unes des causes d'erreur qui sont attachées à ce mode d'extraction. Mais d'abord je dois dire qu'il est absolument nécessaire de tenir compte dans le mélange gazeux obtenu de ce qui se trouvait à l'état dissous, et non pas seulement de ce qui était libre dans les lacunes. J'ai reconnu, en effet, que chez beaucoup de plantes le volume v des lacunes n'est que le vingtième ou le quarantième du volume V total; et, dès lors, il se trouve à peu près autant de gaz dissous que de gaz libres, et ces gaz n'ont pas la même composition. J'ai essayé tout d'abord, dans mes recherches personnelles, d'en tenir compte en cherchant la valeur moyenne du rapport $\frac{v}{V}$; mais j'ai reconnu que ce rapport n'est jamais constant, même chez une espèce unique, selon les individus étudiés. Il est donc impossible de connaître dans le mélange extrait ce qui était dissous et ce qui était libre, de sorte que la *pression réelle des gaz* ne peut être trouvée par cette méthode.

En second lieu, l'extraction ne peut être instantanée, bien que dans mes expériences le vide soit instantané; car les gaz mettent un certain temps à circuler dans les tissus avant d'arriver au dehors. Une respiration intense se produit alors, et consomme une grande quantité d'oxygène, comme le prouvent, non seulement mes recherches (voy. p. 72 et suivantes), mais encore les expériences directes de divers auteurs.

(1) Voy. la Thèse de M. Peyrou, Paris, 1888, avec indication des travaux antérieurs (voy. p. 99).

Enfin, la condensation probable dans la plante d'une quantité notable de gaz carbonique, prouvée par les expériences de de Saussure et par des expériences personnelles, s'ajoute à ces causes d'erreur pour rendre très incertains les résultats obtenus par ce procédé.

Dans ces conditions, je crois inutile de rapporter ici les nombreuses extractions de gaz que j'ai faites par cette méthode. Les résultats approximatifs obtenus de cette manière confirment du reste ceux que l'on connaît déjà ; la proportion d'oxygène dans le mélange retiré par le vide descend rarement au-dessous de 16 pour 100, et monte parfois au-dessus de 21 pour 100. Ceci démontre que ce gaz a une composition voisine de celle de l'air, et surtout *avait* cette composition *avant l'extraction*, car une proportion notable de gaz carbonique s'y trouve toujours. Les plantes dont on extrayait ainsi l'atmosphère interne étaient auparavant à l'obscurité; le fait que la proportion d'oxygène extrait peut dépasser 21 pour 100 dans le mélange malgré la respiration, montre que dans ces extractions il faut absolument tenir compte des gaz dissous.

Quand la plante était à la lumière, par exemple dans un aquarium où il s'en trouvait un grand nombre, la proportion d'oxygène extrait par le vide est montée parfois au-dessus de 35 pour 100; mais l'extraction des gaz de l'eau ambiante montrait toujours que les pressions gazeuses à l'extérieur étaient peu différentes de ce qu'elles étaient à l'intérieur, car les plantes avaient enrichi l'eau d'une manière considérable en oxygène, par suite de l'assimilation. Du reste il est évident que l'appréciation des *pressions gazeuses* dans la plante d'après les gaz extraits par le vide ne peut être que très approximative. Et comme ce sont justement ces pressions qui seules sont vraiment importantes à connaître, nous devons nous en tenir uniquement aux résultats beaucoup plus précis donnés par la méthode des bulles.

5° *Résumé.*

Dans cette deuxième partie, nous avons pu obtenir des phénomènes de diffusion sur la plante vivante dans des conditions semblables à celles qui se présentent journellement. Il arrive fréquemment en effet que l'air sorte des lacunes sous forme de bulles libres, ou bien s'échappe de sa solution aqueuse dans les atmosphères superficielles qui couvrent les plantes comme tous les autres corps immergés. Nous avons cherché à profiter du premier mode de dégagement, pour retirer l'air des lacunes et l'analyser. Au lieu d'aspirer cet air comme dans notre première étude, nous avons provoqué un excès de pression interne soit par la sursaturation de l'eau ambiante, soit par l'assimilation chlorophyllienne. Dans tous les cas le passage des gaz s'effectuait nécessairement par diffusion, et nous avons reconnu que cette diffusion était assez rapide dans les circonstances normales pour suffire très largement à la respiration, si bien que l'air des lacunes est alors de l'air à peu près pur. Quand il y a assimilation, un balayage constant se produit à l'intérieur des lacunes et nous avons pu donner des chiffres montrant que la diffusion rentrante de *tous* les gaz est ainsi beaucoup augmentée; assez pour modifier la composition de l'eau ambiante.

Quant à la méthode de l'extraction totale des gaz de la plante par le vide, elle ne doit pas être employée, à cause du peu de rigueur de ses résultats.

Cette deuxième étude expérimentale de la diffusion est donc à la fois une confirmation et un complément de la première; tous les résultats qu'elle donne se rapportent à des conditions qui se présentent dans la nature et permettent d'apprécier ce qui se passe dans d'autres circonstances naturelles.

Conclusions. — Rassemblons les conclusions de cette deuxième étude expérimentale de la diffusion. Nous avons fait voir que:

1° *Dans une eau normalement aérée, l'air des lacunes tend toujours à avoir la même composition que l'air libre de l'atmosphère, soit à l'obscurité, soit à la lumière;*

2° *La diffusion est assez rapide pour que la respiration, même intense, ne puisse empêcher cette atmosphère interne d'être à peu près de l'air pur à l'obscurité; les différences sont nulles pour le gaz carbonique et seulement de 1 ou 2 centièmes pour l'oxygène;*

3° *La diffusion est très rapide dans le cas de l'assimilation chlorophyllienne; mais il arrive souvent que la pression externe augmente de telle sorte qu'il y a rejet de bulles libres. En tous cas l'atmosphère interne est toujours plus riche en oxygène que l'atmosphère extérieure.*

D'après ces diverses conclusions, nous pouvons dire que dans une eau normalement aérée l'air des lacunes ne descend jamais que très peu au-dessous de la richesse en oxygène que possède l'air libre.

II. — OBSERVATIONS SUR LE MILIEU GAZEUX INTERNE

L'ensemble des résultats de nos expériences permet de se rendre mieux compte de ce qui doit se passer dans les conditions ordinaires de la végétation des plantes submergées, et ces expériences ont été assez variées pour permettre d'embrasser maintenant l'ensemble des observations faites directement sur ces plantes dans leur habitat naturel. Je vais rapidement passer en revue les diverses conditions qui se présentent alors, et montrer que la manière dont elles agissent sur l'atmosphère interne des végétaux vivant sous l'eau est absolument la même que dans nos expériences.

1° *Quantité et pression des gaz dissous dans les eaux naturelles.*

Comme nous l'avons dit dans l'introduction physique, la quantité de chaque gaz dissous dans les eaux naturelles ne

varie pas dans de très larges limites ; elle est à peu près la même dans toutes les eaux superficielles, que ces eaux soient douces, comme celles des lacs et des rivières, ou salées comme dans les océans ; elle reste aussi sensiblement la même jusqu'aux plus grandes profondeurs atteintes (voy. p. 59), de sorte que la plupart des êtres aquatiques sont plongés dans un milieu où l'air possède à peu près la même pression que dans l'atmosphère. Pourtant il ne faut pas nous contenter de cette moyenne générale ; il est absolument nécessaire de préciser l'amplitude des variations de cette pression, car ces variations sont en général beaucoup plus grandes que dans l'air libre.

1. *Saturation normale des eaux naturelles.* — L'équilibre de saturation avec l'atmosphère n'est pour ainsi dire jamais atteint ; cet équilibre tend toujours à se produire, mais il est troublé sans cesse par les variations de température (jours, saisons), de pression (oscillations barométriques, transport de couches du fond à la surface ou inversement), d'actions chimiques et physiologiques (bicarbonates, animaux, végétaux), etc. Ces variations amènent de grands écarts de saturation, écarts que la diffusion, très lente, ne peut effacer que peu à peu. Avant que l'équilibre soit atteint, de nouvelles variations se produisent soit dans un sens, soit dans l'autre, de sorte qu'il est vrai de dire que : *la saturation normale des eaux naturelles bien que souvent atteinte ne subsiste jamais*, tandis que l'oscillation continuelle entre un excès et un défaut de saturation est la règle ordinaire (1).

2. *Régulateurs de la saturation.* — C'est dans les eaux courantes que les différences sont le moins fortes, ainsi que dans les grandes masses des océans, où la surface est sans cesse

(1) Voy. par exemple les tables d'analyses publiées sur l'*Expédition du Challenger* (*loc. cit.*, p. 179 et 180). — A la surface il peut manquer jusqu'à *un tiers* de l'oxygène qui devrait se trouver dissous; et à 3000 mètres de profondeur cette différence atteint parfois *la moitié* de l'oxygène théorique. — Mais ces écarts sont des maximum.

agitée. Dans les eaux dormantes au contraire on observe les plus grands écarts. Nous pouvons donc signaler en toute première ligne *l'agitation des eaux et le renouvellement des couches liquides*, comme régulateur de la saturation. Ce facteur agit seul avec la *différence des tensions*, lorsque l'eau n'est pas complètement saturée; et même lorsque l'eau est dormante, c'est la diffusion seulement qui peut agir, et l'équilibre est alors très lent à s'établir. Quand l'eau est sursaturée, au contraire, le dégagement des gaz en excès peut se faire soit dans les lacunes des plantes, soit dans les atmosphères superficielles, et tend à ramener l'équilibre avec la pression ambiante par *le dégagement de bulles libres*.

C'est donc dans les eaux dormantes que se trouvent les plus grandes variations de pressions gazeuses, et en décrivant ce qui s'y passe, nous pourrons nous dispenser de considérer l'ensemble des autres cas si multiples qui se présentent dans les autres conditions naturelles.

2° *Cas des plantes à lacunes.*

1. *Variations journalières.* — Considérons une touffe d'*Elodea* située au fond d'une eau dormante, à quelques décimètres de profondeur. Au milieu du jour, par un beau soleil, une assimilation énergique se produit et tend à déterminer une augmentation de la pression interne, parce que l'oxygène apparu ne peut sortir assez vite par diffusion (p. 130). En même temps l'eau se trouve échauffée justement au contact de la plante, car celle-ci, plus opaque, arrête mieux les radiations (observé directement à Bordeaux en 1887). L'élévation de température produit alors la sursaturation de l'eau (p. 60), de sorte que l'excès de pression interne déterminé par ces deux causes provoque le dégagement de bulles nombreuses, en chapelets par les déchirures de la plante (p. 107) ou irrégulièrement par les atmosphères superficielles (p. 110). — En même temps des courants thermiques se produisent, comme je l'ai souvent observé, et brassent la masse de l'eau

qui se sursature alors de plus en plus à la fois par échauffement et par dissolution de l'oxygène provenant de la plante. L'excès d'oxygène ainsi produit est parfois si considérable que, en l'absence complète de tout mouvement de l'atmosphère, l'air qui touche la surface de l'eau se trouve notablement enrichi en oxygène par suite de la diffusion directe des gaz dissous vers l'extérieur (1).

A mesure que le soleil baisse sur l'horizon, l'assimilation diminuant, une des deux causes du dégagement diminue aussi, celle que détermine la production d'oxygène dans les lacunes; mais la sursaturation subsiste, car le refroidissement de l'eau, surtout en grande masse, ne se produit que lentement, et permet au dégagement des bulles de continuer, quoique en s'affaiblissant de plus en plus jusqu'à la nuit.

Lorsque l'obscurité est arrivée, les bulles sortent parfois encore pendant des heures entières, et ce phénomène qui, d'abord, avait été interprété d'une manière absolument erronée (voy. p. 36), reçoit encore aujourd'hui une explication qui paraît inexacte (2); on l'attribue généralement à l'excès d'oxygène emmagasiné dans les lacunes pendant le jour et qui subsisterait fort longtemps à l'obscurité. Mais il semble qu'on n'a pas songé à la *sursaturation de l'eau* qui suffit parfaitement pour expliquer le phénomène, et qui agit certainement seule alors, d'après ce que nous avons vu de la rapidité avec laquelle s'établit l'équilibre entre les pressions internes et externes que subit la plante.

A mesure que la nuit s'avance, le refroidissement de l'eau se produit de plus en plus, surtout si le ciel est bien clair; aussi la pression des gaz dissous diminue sans cesse, chaque degré d'abaissement de température augmentant la solubilité de $\frac{1}{30}$ environ; c'est pourquoi le dégagement des bulles, s'il continue encore, diminue aussi de plus en plus et s'arrête en général avant les premières lueurs du jour. La pression des

(1) Morren.
(2) Voy. le *Traité de botanique* de M. Van Tieghem, p. 152 et 200.

gaz dans les lacunes peut même arriver à se trouver inférieure à la pression totale ambiante, car la saturation devient incomplète dans l'eau, surtout vers le matin; il y a dès lors tendance à l'injection des cavités aérifères, mais cette injection se trouve empêchée par diverses causes, dont la principale est le retour de la lumière et de la chaleur.

Au lever du soleil l'assimilation chlorophyllienne des plantes et l'augmentation de la pression des gaz dissous se reproduisent. Mais la sursaturation est d'autant plus longue à reparaître que le refroidissement nocturne a été plus considérable, si bien que le dégagement des bulles peut ne commencer qu'au bout de plusieurs heures; il m'est arrivé de ne le voir débuter que vers dix heures ou même vers midi, c'est-à-dire six à huit heures après le lever du soleil (c'était en été). C'est exactement l'effet inverse de ce qui se produit après le coucher du soleil, le dégagement de bulles par sursaturation de l'eau ; les deux phénomènes sont de même ordre.

Une fois que le dégagement a commencé, il augmente de plus en plus et passe par la série de variations décrites précédemment; le maximum de lumière et de chaleur donnant le maximum de bulles.

Nous avons supposé des circonstances quelque peu exceptionnelles, un soleil vif et chaud échauffant une masse d'eau peu profonde, et c'est en effet dans ces conditions que la série de phénomènes se produit comme nous l'avons dit. Mais il peut arriver que le jour revienne sans soleil, nuageux, et même que la pluie se mette à tomber. Dans ces conditions, l'assimilation n'en continue pas moins, comme j'ai pu le constater bien souvent (expériences d'une année entière, 1887); mais elle est évidemment moindre, et l'échauffement est fortement diminué en même temps. C'est alors qu'il ne se dégage que peu ou pas de bulles, surtout si la veille a été une journée très chaude. Et la sursaturation étant faible ou nulle, le dégagement n'est entretenu que par l'assimilation chlorophyllienne; aussi cesse-t-il de bonne heure, souvent avant le crépuscule.

C'est du reste le cas qui se trouve le plus constant, et le dégagement nocturne des bulles ne se produit jamais que dans des circonstances particulièrement favorables à la sursaturation de l'eau.

Lorsque l'eau est agitée ou même courante, on comprend facilement que le dégagement des bulles ait encore moins de chances de se produire, car le mélange des couches et leur renouvellement favorisent la diffusion aux détriments de l'augmentation de la pression interne. L'expérience directe se fait facilement dans une simple éprouvette contenant une plante en train de dégager des bulles à la lumière; dès qu'on agite le liquide, le jet de bulles diminue ou cesse complètement. Cependant, si l'eau agitée arrive à la sursaturation pour une cause quelconque, il est certain que la plante sert encore de déversoir aux gaz dissous en excès, comme nous l'avons expérimenté directement (p. 113).

2. *Variations avec les saisons.* — Ce que nous avons dit pour les variations diurnes et nocturnes s'applique aux saisons : l'ensemble des mois d'été apporte plus de lumière et de chaleur que l'ensemble des mois d'hiver; l'automne et le printemps servent d'intermédiaires. — Seulement ici les variations sont plus étendues et durent plus longtemps, de sorte que leurs effets sont plus puissants et retentissent sur toute la vie de la plante.

Quand l'automne arrive, les nuits deviennent plus longues et plus froides; il en résulte un refroidissement plus considérable des eaux, qui ne se trouve que de moins en moins racheté par l'échauffement diurne. Ce ne sont plus dès lors seulement les eaux superficielles qui se refroidissent, mais encore les grandes masses; il se produit un abaissement général des pressions gazeuses dans toutes ces eaux, une saturation de moins en moins complète; les plantes ne dégagent bientôt plus aucune bulle, à moins qu'elles ne soient dans des eaux très peu profondes. Un abaissement permanent de la pression des gaz existe dans leurs lacunes et augmente de plus en

plus à mesure que le froid arrive. Par les ouvertures et peut-être par diffusion directe, *l'eau tend à injecter* les lacunes, à y remplacer les gaz et à remplir la plante tout entière. J'ai fréquemment examiné des feuilles de plantes aquatiques diverses à cette époque de l'année, et il est intéressant de voir que souvent on trouve des portions de ces feuilles en partie injectées d'eau, comme le veut la théorie. Mais en général, cette injection est insignifiante pour les parties vertes et vivantes, sans doute parce que pendant le jour l'assimilation s'y oppose, et aussi à cause de la résistance propre du protoplasma (voy. p. 102). Pour les parties mortes, au contraire, elle est presque toujours complète, comme je l'ai souvent observé sur diverses plantes.

Si nous rapprochions ces deux ordres de faits, il nous serait peut-être permis de nous demander s'il n'y a pas là une relation de cause à effet, si la mort n'est pas due, pour une petite partie au moins, à l'injection qui tend à se produire d'une manière si générale à l'automne. En tous cas, lorsque l'hiver est arrivé, il reste en général fort peu de parties foliacées vivantes au sein de l'eau; les tiges mêmes ne subsistent qu'à l'état de tronçons.

J'ai pourtant observé, en janvier 1889, des *Elodea* bien vivants, en petit nombre il est vrai, dans les bassins du Muséum d'histoire naturelle; à côté d'eux j'en ai vu d'autres situés moins profondément qui avaient été saisis dans la glace et avaient été tués et injectés d'une manière absolument complète; mais là l'injection paraît due à une cause nouvelle que nous avons déjà signalée, le peu de solubilité des gaz dans la glace. A mesure que l'eau se solidifie, elle abandonne les gaz qu'elle contient et ceux-ci vont sursaturer l'eau restée liquide; si la masse est peu profonde, l'eau ainsi sursaturée abandonne des gaz libres à la manière ordinaire, et des bulles sont souvent emprisonnées dans la glace, où elles prennent parfois des aspects bizarres. Si une plante, comme l'*Elodea*, y est saisie, elle garde ses lacunes pleines d'air. Mais, au moment du dégel, l'eau résultant de la fonte de la glace est à peu près

privée de gaz : la pression descend très bas à l'intérieur des lacunes et, comme à ce moment le protoplasma est contracté, l'eau se diffuse avec facilité à travers les membranes et vient remplir les lacunes.

Nous verrons plus loin (p. 156) qu'il est possible de détruire, partiellement au moins, cette injection des lacunes, en y déterminant l'arrivée d'un gaz sous pression. Je ne sais si la même chose se produit normalement dans la nature, mais rien ne s'y oppose, puisque la sursaturation s'y présente si fréquemment.

Il y aurait, sur cette question spéciale de l'injection spontanée des plantes aquatiques et sur leur vie dans les conditions nouvelles qui se présentent alors, bien des recherches à faire encore; j'ai fait un grand nombre d'essais à ce sujet pendant l'année 1887, mais je ne connaissais pas alors assez bien les conditions du problème pour que les résultats obtenus aient une grande valeur; je n'en parlerai donc pas.

Quelle que soit la manière dont la plante ait passé l'hiver, pourvu qu'au printemps il subsiste en elle quelques régions non injectées et pleines de gaz, il se produit des phénomènes contraires à ceux que nous venons de considérer : elle se désinjecte, se remplit de gaz dans toutes les parties où celui-ci peut pénétrer et reprend l'aspect normal qu'elle gardera pendant le cours de l'été. C'est qu'à ce moment la lumière et la chaleur reviennent et déterminent l'assimilation pour les plantes, la sursaturation pour les eaux; toutes causes qui provoquent une augmentation de la pression interne de plus en plus grande. Partout, dès que le soleil se met à briller un peu vivement, des jets de bulles s'échappent des plantes et produisent un balayage incessant à l'intérieur de leurs espaces aérifères ; et cette action se fait sentir non seulement aux plantes aquatiques ordinaires, mais encore aux rhizomes, aux racines diverses; j'ai observé le soulèvement spontané de *Stratiotes* et autres plantes par les gaz qui étaient venus se libérer dans leurs lacunes et les rendre assez peu denses pour les ramener à la surface; les exemples abondent de ce phénomène qui se

produit au printemps, du dégagement de bulles nombreuses, et sans doute il entre pour une part importante dans le réveil à la vie active.

A mesure que les beaux jours arrivent, la plante se met à croître aux dépens des réserves d'amidon que contiennent les parties qui ont subsisté, et puis ensuite elle repasse à son tour par la série des variations que nous venons de décrire.

3° *Cas des Algues.*

Nous n'avons considéré dans ce qui précède que les plantes pourvues de lacunes internes; mais je crois que nous avons le droit de nous demander comment les variations considérées agissent sur l'ensemble des plantes beaucoup plus nombreuses qui manquent de lacunes, ensemble représenté presque en totalité par la classe des Algues. Il arrive bien souvent que les eaux ne contiennent pas d'autres plantes sur de très grands espaces; elles y vivent alors en amas considérables, soit au fond, sous forme de prairies d'aspects variés, soit près de la surface, en nappes étendues et profondes (mer des Sargasses). Comment les gaz, lorsqu'ils se trouveront en excès dans ces eaux pour une des causes que nous avons vues plus haut, pourront-ils s'échapper à l'état libre? Il est évident qu'alors le seul lieu de départ possible résidera dans ces *atmosphères superficielles* que nous avons signalées précédemment comme ayant une existence si générale sur tous les corps plongés dans l'eau (Merget) (voy. p. 40); et le rôle de ces atmosphères devient alors réellement très important, puisqu'elles servent à *régulariser les pressions gazeuses* dans le milieu qui les entoure en libérant l'excès de gaz qu'il peut contenir à l'état de sursaturation (voy. p. 58) (1).

C'est en effet pour ces plantes que l'eau a le plus de chances de subir de forts écarts de pression.

(1) Ce nouveau rôle que nous attribuons ici aux atmosphères superficielles est absolument distinct du rôle, beaucoup plus important d'ailleurs, que leur attribue M. Merget (voy. p. 40).

Il est à remarquer, en effet, que lorsque les Algues poussent ensemble sous forme d'amas, l'eau qui les baigne se renouvelle en général assez difficilement, surtout lorsque ce sont des Algues filamenteuses; elle se sursature alors de l'oxygène émis sous l'influence de la lumière, en même temps qu'elle s'échauffe en totalité dans les mailles du réseau, ce qui lui donne une sursaturation générale de tous les gaz dissous; c'est alors qu'interviennent les atmosphères superficielles. Les premières bulles, très petites et très nombreuses, se forment à leurs dépens, et ces bulles se détachent fréquemment et viennent crever à la surface de l'eau, où elles subsistent souvent sous forme d'écume. Mais un autre phénomène intervient souvent aussi; les bulles apparaissent au sein de la masse elle-même et y grossissent longtemps sans se détacher, car elles sont retenues mécaniquement (1) dans le réseau d'Algues; elles arrivent ainsi à se fusionner plusieurs ensemble et à former bientôt des masses mamelonnées qui soulèvent le paquet d'Algues fixé au fond de l'eau. Chacun a pu remarquer, surtout dans les eaux un peu dormantes, ces amas feutrés en forme de grosses masses arrondies tapissant le fond; il existe presque toujours d'énormes bulles en dessous et le soulèvement hydrostatique ainsi déterminé est si puissant, que l'arrachement fréquent de paquets considérables en est la conséquence; ils montent à la surface et forment des masses vertes flottantes, mamelonnées par les bulles qu'elles emprisonnent. Ces bulles pressent et feutrent les filaments des Algues, et celles-ci se trouvent dès lors dans des conditions défectueuses. Les filaments les plus extérieurs ont en effet trop de lumière et de chaleur, car l'air inclus est mauvais conducteur (au toucher, ces Algues flottantes sont en général plus chaudes que l'eau

(1) Le mécanisme consiste en ceci que la bulle ne peut se diviser, se couper en bulles plus petites, sans présenter une grande résistance; cette résistance est analogue à celle que présenterait un ballon de baudruche qu'on voudrait étrangler en son milieu au moyen d'une corde; elle résulte de forces capillaires (tension superficielle) qui règnent toujours sur toute surface libre d'un liquide et la *tendent* comme une lame de caoutchouc.

qui les entoure); de sorte qu'on voit la surface des amas prendre un aspect jaunâtre dû à ce que les filaments souffrent, perdent leur chlorophylle et meurent. A l'intérieur de l'amas, au contraire, la lumière manque, à cause de l'ombre des Algues elles-mêmes et de la réflexion totale de la lumière à l'intérieur des bulles, tandis que le renouvellement des gaz se trouve rendu si difficile que l'asphyxie ne tarde pas à se produire.

Mais ce que nous venons de dire ne s'applique pas seulement aux grandes Algues filamenteuses. Des bulles apparaissent aussi sur un grand nombre d'autres espèces, et cela *même en hiver*, ce qui indique une sursaturation habituelle de l'eau qui les baigne. Il suffit bien souvent d'agiter avec une baguette les Algues poussant en petits amas dans une eau dormante, pour voir s'en détacher des bulles plus ou moins grosses; et ceci a lieu même pour des Algues microscopiques, les micrococcus, par exemple, car il suffit de racler la paroi qu'elles enduisent d'une couche verte pour voir se dégager des bulles très fines.

J'ai souvent observé des filaments isolés d'Algues qui, placés dans une eau sursaturée, étaient soulevés par leurs bulles adhérentes et subissaient un mouvement continu de va-et-vient de la surface au fond et du fond à la surface, à la manière d'un *ludion*. Du reste, un détritus quelconque faisait la même chose, ce qui démontre que c'était un phénomène absolument indépendant de l'Algue en elle-même; j'ai même vu des larves d'insectes, de petits mollusques emportés malgré leurs efforts et subir ce va-et-vient indéfini. La même chose se produit parfois simultanément pour de très grandes quantités d'Algues microscopiques qui apparaissent à la surface au milieu du jour et s'enfoncent le soir pour reparaître le lendemain; c'est ce qui arriva en 1877 sur la rivière de la Leba, près Lauenburg, et la quantité des Algues microscopiques ainsi soulevées périodiquement pendant trois jours était si considérable qu'elle couvrait plusieurs milles d'étendue (1).

(1) Fait cité par MM. Bornet et Flahault, *Bull. Soc. bot.*, 1884, p. 76.

Mais il arrive le plus souvent que les bulles ne peuvent crever en arrivant à la surface, et que dès lors l'Algue y reste adhérente; c'est là, à proprement parler, ce qu'on a désigné sous le nom de *fleurs d'eau*, à cause de l'aspect floconneux de l'écume ainsi formée, qui rappelle assez bien les masses analogues que l'on trouve sur le vin, la bière, le vinaigre. Les Algues qui les produisent sont microscopiques et appartiennent au groupe des *Rivulariées*, genre *Glœotrichia*, et leur apparition subite sur de grandes étendues d'eaux douces ou salées les a fait remarquer de bonne heure. On s'explique facilement ce phénomène comme le décrit M. Flahault. D'abord submergées et fixées, ces Algues se multiplient avec une rapidité prodigieuse, dans certaines conditions biologiques exceptionnellement favorables; sous l'influence d'un brillant soleil, l'eau s'échauffe, en même temps qu'une assimilation énergique se produit, des bulles apparaissent aux dépens des atmosphères superficielles, grossissent et enlèvent bientôt l'Algue à la surface. Chaque Algue se trouve ainsi fixée à une petite bulle; mais l'attraction capillaire des ménisques correspondant à ces bulles détermine bientôt le rapprochement d'un grand nombre d'entre elles en amas de grosseur variable, d'autant plus que le vent et les courants produisent des mouvements qui concourent au même but. De là ces petites masses d'écume, ces *fleurs* d'eau qui flottant à la surface de l'eau en quantités considérables sont souvent jetées à la côte et produisent des émanations putrides qu'on dit dangereuses.

Quant au fait observé, que le plus souvent ces fleurs d'eau persistent à la surface pendant plusieurs jours, il faut en rechercher l'explication dans l'existence fréquente d'un voile graisseux recouvrant l'eau. L'origine de ce voile paraît due à l'activité vitale d'êtres microscopiques appartenant à la catégorie des ferments, car la pellicule est surtout développée sur les eaux stagnantes plus ou moins remplies de matières organiques. Quant à son action dans le cas dont il s'agit, elle consiste simplement en ceci, que les bulles arrivant du fond ne peuvent briser la mince pellicule qui les recouvre et forment

alors, avec les Algues entraînées, une écume qui restera persistante tant qu'une pluie, un grand vent, une agitation quelconque de la surface ne viendra pas briser le voile qui la retient.

Pendant les chaleurs de l'été, la production et l'épaississement de cette couche superficielle se trouvent en général très favorisés dans les eaux très stagnantes ; une quantité prodigieuse d'infusoires et autres êtres microscopiques vient s'y ajouter, et l'ensemble forme une sorte de crème qui saisit l'oxygène au passage avec une grande puissance. L'eau sous-jacente est alors appauvrie de ce gaz, et des fermentations putrides s'y établissent. Malgré cela, si une lumière suffisante existe, on observe souvent une végétation assez abondante des plantes aquatiques dans ce milieu; l'*Elodea*, en particulier, présente une résistance extraordinaire : il ne fait que se modifier un peu dans son apparence, les feuilles devenant courtes et larges.

4° *Résumé.*

Je n'ai pu donner, dans ce qui précède, qu'une esquisse générale renfermant un certain nombre de faits naturels qui s'expliquent très facilement au moyen des connaissances que nous avions acquises précédemment; il est probable qu'un grand nombre d'autres faits intéressants pourraient y être joints, mais je n'ai pas cherché à le faire, mon but étant simplement de montrer l'accord complet qui existe entre les expériences et les observations, et de donner une idée des applications que l'on en peut faire pour des études subséquentes. Nous avons vu que, dans les eaux naturelles, une quantité de causes agissent sans cesse pour déterminer une oscillation continuelle entre un excès et un défaut de saturation gazeuse, et que les plantes servent à régulariser cette saturation par leurs atmosphères internes ou superficielles. Ensuite, passant en revue les variations qui peuvent se produire d'abord journellement, puis avec les saisons, nous avons montré que chaque nuit, et au commencement de chaque hiver, les plantes tendaient à

s'injecter d'eau, tandis que chaque jour et à chaque printemps un effet contraire pouvait provoquer un dégagement de bulles plus ou moins abondant. L'effet est plus accentué aux changements de saison, car il est plus général et plus permanent. Il reconnaît toujours deux causes principales, la sursaturation de l'eau et une différence de pression gazeuse entre l'air des lacunes et l'air dissous; mais, de ces deux causes, la *sursaturation seule* peut agir pendant la nuit pour la sortie des bulles contrairement à ce qu'on dit en général.

Dans un deuxième paragraphe, nous avons montré que les Algues ne possèdent que leurs atmosphères superficielles pour régulariser les pressions gazeuses dans l'eau qui les entoure, et nous avons terminé en décrivant quelques phénomènes naturels curieux, tels que les *fleurs d'eau*, et le mouvement alternatif de montée et de descente de certaines Algues.

5° *Conclusions.*

C'est un peu à dessein que, dans ce troisième chapitre, nous avons placé l'explication théorique des phénomènes observés tantôt avant et tantôt après la description de ces phénomènes, et que souvent même nous avons fondu les deux ensemble; car je crois que la clarté de la démonstration et sa rigueur n'ont pu qu'y gagner. Quant aux conclusions particulières que nous devons tirer de cette étude, elles sont les suivantes :

1° *La saturation normale des eaux naturelles, c'est-à-dire leur équilibre parfait avec l'atmosphère, est souvent atteinte, mais ne subsiste jamais; car les pressions gazeuses y subissent des oscillations continuelles.*

2° *Il en résulte que l'atmosphère des lacunes subit aussi des variations continuelles de pression; ces variations sont positives pendant le jour et dues alors à deux causes, la sursaturation et le dégagement d'oxygène; elles sont négatives pendant la nuit, parce que ces deux causes cessent d'agir; pourtant il arrive parfois que la pression est positive au commencement de la nuit par suite d'un excès de saturation diurne.*

3° *Des variations semblables, mais plus étendues, se produisent avec les saisons.*

4° *Les Algues ne possèdent pas d'autres régulateurs de la sursaturation de l'eau qui les baigne que leurs atmosphères superficielles.*

Remarque. — La congélation agit comme un échauffement brusque et intense (c'est-à-dire provoque une sursaturation extrême de l'eau restant liquide) ; le dégel produit un effet inverse, c'est-à-dire agit comme un refroidissement subit, et provoque un défaut de saturation, d'où résulte l'injection des lacunes aérifères.

Les alternatives de gel et de dégel doivent favoriser encore cette injection des plantes, en désaérant l'eau de plus en plus.

DEUXIÈME PARTIE

Des échanges gazeux entre la cellule et le milieu qui l'entoure.

Nous avons étudié jusqu'à maintenant les échanges gazeux généraux de l'atmosphère interne libre des plantes submergées avec l'atmosphère externe dissoute dans l'eau. Nous avons appris à connaître l'influence qu'exerce la paroi séparatrice de ces deux milieux, les variations de pression totale et de pression partielle que subit la plante entière, soit de l'extérieur, soit de l'intérieur, et les phénomènes qui en résultent. Nous connaissons, en un mot, à peu près complètement ce qu'est le milieu gazeux, externe ou interne, de la plante, dans les circonstances les plus diverses, et nous savons que, dans ce milieu, la pression propre de chaque gaz, de l'oxygène en particulier, est très voisine de ce qu'elle est dans l'air. Nous pourrions nous borner à ces premiers résultats. Mais l'étude complète des échanges gazeux au point de vue physique n'est pas terminée. Si nous avons vu comment les gaz arrivent à se répandre partout autour de la plante et dans son intérieur, nous ne savons pas encore comment ils arrivent à chaque cellule, comment ils y pénètrent, et comment chaque élément protoplasmique, chaque particule vivante, reçoit les gaz qui lui sont nécessaires, et rejette ceux qui lui sont nuisibles. C'est cette étude des *échanges gazeux de la cellule* que nous avons préparée dans tout ce qui précède, et que nous allons traiter maintenant. Elle se divise naturellement en deux chapitres :

1° Étude du milieu gazeux externe de la cellule ;

2° Étude de son milieu gazeux interne.

CHAPITRE IV

ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX EXTERNE DE LA CELLULE

Cette étude a été faite en partie dans tout ce qui précède par des expériences et par des observations ; mais, si nous connaissons le milieu gazeux général, nous avons complètement négligé le côté *anatomique* de la question, et c'est seulement par lui qu'on peut arriver à connaître quelle sorte de milieu gazeux est ménagé *à chaque cellule*. L'anatomie des plantes aquatiques submergées étant bien connue dans ses traits principaux, je dois me borner à exposer brièvement ce qui est nécessaire ici, et je ne développerai seulement que certains points spéciaux qui résultent d'observations personnelles et qui complètent l'exposé du sujet.

1° *Développement des surfaces de la plante.*

Au point de vue anatomique, il faut considérer surtout les surfaces d'échanges, tandis qu'au point de vue physique, nous devrons parler en même temps du renouvellement du milieu.

Pour les surfaces, on peut dire, d'une manière générale, qu'une ramification extrême de tous les organes d'échanges, accompagnée de l'amincissement des tissus et du développement abondant des lacunes internes, a rendu ces surfaces extrêmement développées chez les plantes subissant la vie submergée. Le milieu externe, c'est-à-dire l'eau et les gaz dissous, se trouve ainsi amené au contact direct d'un très grand nombre de cellules, condition très favorable aux échanges. Quant à l'atmosphère interne, elle ne pourra remplir complètement un but analogue que si la dissémination de l'air, et son renouvellement dans toutes les parties du végétal, sont suffisants pour subvenir aux échanges des cellules internes.

2° *Répartition des gaz libres dans toute la plante.*

1. *Aération de la plante.* — C'est dans la feuille que les échanges avec l'extérieur se produisent le plus, aussi est-ce dans la feuille que l'on observe le réseau aérien le plus complet. Lorsqu'on regarde au microscope, à un faible grossissement, une feuille de *Potamogeton*, d'*Elodea* (fig. 5) ou de

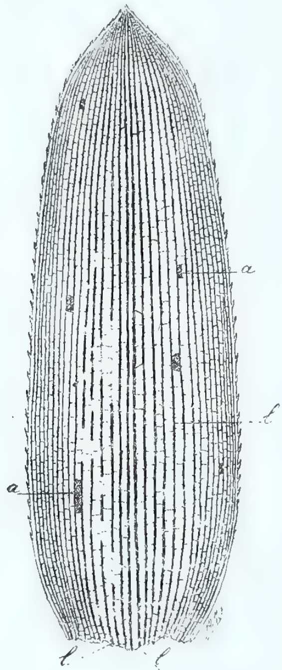


Fig. 5. — Feuille d'*Elodea* vue de face et vivante, à un faible grossissement. — Les lignes parallèles et noires représentent des lacunes *l* pleines d'air; sur la gauche, ces lacunes sont en partie injectées par de l'eau. Certaines cellules *a* sont altérées et ont un aspect brun foncé.

toute autre plante aquatique, on voit ce réseau sous forme de lignes noires anastomosées qui courent partout dans son épaisseur, depuis la périphérie du limbe et l'extrême pointe de la feuille, jusque dans le voisinage de la nervure médiane; ces canaux aérifères subsistent encore même lorsque le limbe ne

comprend plus que deux épidermes, comme chez l'*Elodea* (fig. 5 et 8).

Les canaux de la feuille viennent rejoindre directement les canaux généralement beaucoup plus gros de la tige et la communication ainsi établie est largement ouverte entre les deux systèmes. Ces canaux de la tige et des branches reçoivent ainsi tout le long de leur parcours les gaz contenus dans les feuilles, et comme ils s'étendent librement d'un bout à l'autre de la plante, en se continuant dans toute la longueur des racines, ils servent de chambre commune reliant en une atmosphère unique et très ramifiée les atmosphères partielles de tous les organes de la plante.

L'existence fréquente de diaphragmes n'empêche pas cette libre communication, car les cellules qui les forment laissent entre elles de nombreux méats.

2. *Aération du point végétatif.* — Un point intéressant et dont l'importance ne paraît pas avoir été mise en lumière par aucun auteur, c'est le fait que ces espaces intercellulaires s'étendent jusque très près du point végétatif,bien au delà des premières feuilles, et sont remplis d'air libre de très bonne heure. J'ai très souvent examiné les points végétatifs de plantes aquatiques diverses, et j'ai toujours reconnu le fait que je signale ici. Que l'on examine une racine ou un bourgeon terminal, on reconnaît directement à la teinte foncée que donne l'air inclus dans les méats, l'extension de l'atmosphère interne jusque très près des cellules mères de l'organe considéré.

La chose est particulièrement nette et facile à observer chez l'*Elodea* (fig. 6) : on dissèque le bourgeon à l'aide d'une aiguille coupante, et en le portant dans une goutte d'eau, on voit des lignes noires déliées (*l*) formant un réseau qui arrive à une distance de deux ou trois cellules du sommet en voie de croissance et de division. Sur une racine on observe la même chose avec plus de facilité encore, car on n'a aucune préparation à faire (fig. 7).

On considère souvent l'ensemble des espaces aérifères

internes comme un appareil spécial ayant la valeur d'un véritable tissu différencié (voy. *Traité de botanique* de M. Van Tieghem, p. 671). Ici donc cette différenciation serait la première de toutes celles que subissent les cellules, et, si l'on juge de son importance d'après son rôle, qui est d'apporter l'oxygène nécessaire à la respiration des éléments nouveaux et des cellules initiales elles-mêmes, on ne sera pas surpris de cette apparition hâtive. Il est très remarquable, en effet, de

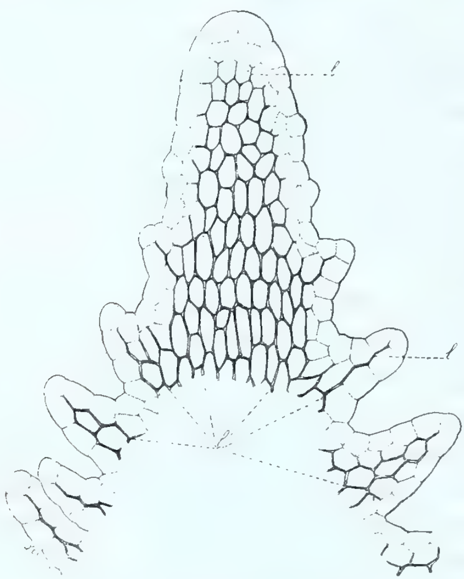


FIG. 6. — Point végétatif d'une tige d'*Elodea canadensis*, vu de face et vivant. — Les lignes noires anastomosées *l* représentent des lacunes pleines d'air. — Cette figure montre que ces lacunes arrivent très près des *cellules initiales* du bourgeon ; la même chose a lieu dans les jeunes feuilles.

voir que, lorsque ces éléments ne s'accroissent pas, ce qui a lieu dans les bourgeons dormants, l'air des lacunes arrive souvent beaucoup moins haut, et même s'arrête bien au-dessous des premières feuilles. Il semble alors que l'état latent du bourgeon corresponde à des échanges gazeux respiratoires beaucoup moindres.

On pourrait penser que, vu la délicatesse des très jeunes tissus, les échanges avec l'air extérieur dissous dans l'eau

devraient suffire ; mais il faut éloigner cette idée, en considérant que, d'une part, la respiration de ces jeunes tissus est très active ; et que, d'autre part, ils sont entourés presque toujours de parties diverses qui gênent considérablement ou annulent les échanges avec l'extérieur de la plante ; ces parties sont la *coiffe* pour la racine, et les *feuilles*, souvent excessivement nombreuses et serrées dans le bourgeon, pour la tige. On voit bien la chose pour l'*Elodea;* mais elle est particulièrement frappante pour les très gros bourgeons d'hiver du *Myriophyllum* où une quantité considérable de feuilles intimement imbriquées entoure le point végétatif d'un manchon très serré ; si on examine la tige, qui est très cassante dans le bourgeon de cette plante, on voit, à moins de 1 millimètre du point végétatif, un cercle complet de gros canaux pleins d'air libre destiné à l'aération du centre du bourgeon, canaux reliés à des méats plus fins qui paraissent remplir presque tout le sommet ; les feuilles elles-mêmes acquièrent de très bonne heure des lacunes pleines de gaz jusque dans leurs plus fines ramifications.

3. *Méthode employée pour l'observation.* — Il n'est pas toujours facile de dire si c'est de l'air qui donne dans un organe un aspect noirâtre à certaines parties du tissu ; cette apparence est due à des phénomènes de réfraction et de réflexion totale, et souvent on peut se demander si là où il semble exister de l'air, ce ne sont pas des tissus *pleins* qui paraissent plus foncés grâce à une forte réfringence. Il est facile de faire la distinction en injectant les lacunes avec de l'eau sous les yeux mêmes de l'observateur. L'organe à observer est placé dans une solution sursaturée de gaz carbonique, ce qui fait que ce gaz se substitue rapidement à l'atmosphère des lacunes ; on le reprend ensuite dans une goutte de cette même solution et on le porte sous l'objectif du microscope de manière à bien voir la masse sombre que l'on soupçonne pleine d'air. En ajoutant alors, sur le côté, une gouttelette d'une solution de potasse caustique, on voit l'injection se produire rapidement et complètement avec une netteté qui ne laisse rien à désirer :

les lignes noires sont rendues distinctes par leur fuite rapide devant la solution qui rentre, et pendant un moment c'est une rétraction générale de toutes ces bandes foncées, jusqu'à injection complète et éclaircissement considérable de l'organe observé.

On peut aussi employer une méthode inverse et plus rapide encore, placer l'organe dans une solution d'hypochlorite de sodium : il se dégage aussitôt une grande quantité de gaz et on voit souvent de petits index liquides circuler rapidement dans les canaux aérifères sous l'influence de la poussée des gaz qui s'y amassent avant de s'échapper par les ouvertures. Ce deuxième procédé est commode pour les racines, car il permet de faire produire le dégagement par le point végétatif légèrement blessé à cet effet, et il éclaircit les tissus.

Enfin, la congélation (voy. p. 105) permet de combiner les procédés : pendant la formation de la glace, la plante ou l'organe dégagent des bulles ; au dégel l'injection est complète comme si on avait employé la solution carbonique suivie de potasse. Mais il est facile de déterminer la *désinjection* dans tous les cas en plaçant l'organe étudié dans une solution d'hypochlorite ; on voit au bout de quelques secondes les lacunes se remplir d'air de nouveau, à partir de quelques points épars, et les traînées noires gagner vivement les autres régions de l'organe. Mais alors on observe en général que la désinjection est souvent incomplète pour les feuilles ; au contraire, elle est complète pour les tiges, racines et points végétatifs, et même il n'est pas rare de voir certains méats gonflés outre mesure sous l'influence de la puissante poussée interne qu'ils subissent de la part des gaz.

4. *Racines aquatiques.* — Considérant une racine qui vit dans l'eau, qu'elle appartienne à une plante terrestre ou à une plante aquatique, comme ayant une vie submergée absolument semblable à celle de toutes les plantes pourvues de lacunes et submergées, j'ai examiné le point végétatif de diverses plantes terrestres ayant poussé leurs racines dans

l'eau. J'y ai trouvé des faits absolument semblables aux précédents, plus accentués même s'il est possible. Ainsi chez le *Maïs*, que j'ai particulièrement étudié, chez diverses autres Graminées (*Lolium* (fig. 7), *Triticum*, *Poa*, etc.), on voit l'air former des lignes noires arrivant jusqu'à se courber près de la région terminale de la racine. La même chose a lieu avec des variante, chez toutes les plantes poussant dans les mêmes conditions, qu'elles soient ordinairement semi-aquatiques (*Phellandrie*, *Butome*, *Lemna*), ou bien ordinairement terrestres (*Ricin*, *Fève*, *Lupin*, *Polygonum*).

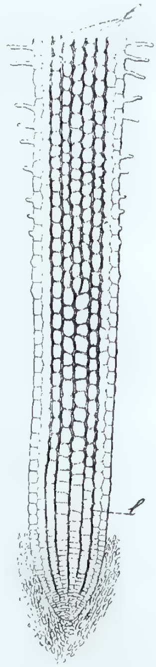


FIG. 7. — Racine de *Lolium*, vue de face et vivante. — On voit les lacunes *l*, pleines d'air, qui arrivent très près de l'extrémité.

Du reste, il faut le reconnaître, ce fait n'est pas exclusif à l'habitat aquatique ; on le rencontre encore chez bon nombre de plantes terrestres comme j'ai pu le vérifier directement sur quelques types, la Capucine, par exemple, et le reconnaître d'après les figures données par divers auteurs. Sachs en donne plusieurs dans son *Traité de botanique* [voy. *Édition française*, 1874, fig. 274 (*Prêle*), 109 (*Hippuris*), 103 (*Phaseolus*)].

On peut apercevoir particulièrement bien ces lacunes en examinant les nombreuses coupes de points végétatifs de racines terrestres dessinées par M. Flahault (1). D'après ces figures, il semble que les racines contenant beaucoup de cellules et généralement grosses (*Impatiens* (fig. 32), *Tropæolum* (fig. 23), la plupart des Légumineuses (fig. 37), etc.) ont ces cellules séparées par des méats pleins d'air jusque tout près du sommet (p. 112). Mais pourtant le fait n'est plus général chez les plantes terrestres comme il l'est au contraire pour les plantes aquatiques ; sur la très grande majorité des racines

(1) *Ann. sc. nat.*, 1877, p. 5.

terrestres minces, ces méats n'apparaissent qu'à une distance considérable du point végétatif, comme la chose ressort clairement de l'examen des autres coupes nombreuses figurées par l'auteur; dans ce cas les échanges directs avec l'extérieur suffisent probablement.

Une autre remarque importante résulte de la comparaison de ces méats aérifères des plantes dans les deux modes de vie que nous considérons : c'est celle de la forme et du lieu de ces méats, ce qui nous amène à la question de la circulation des gaz dans les lacunes.

3° *Circulation des gaz internes.*

Lorsqu'on examine le point végétatif d'une tige ou d'une racine de plante aérienne, on voit que les méats ont presque toujours une apparence polygonale, et sont limités surtout aux *angles des cellules* (voy. les figures indiquées dans les travaux cités); s'ils communiquent, c'est seulement par leurs pointes, qui représentent des petits espaces excessivement étroits. Lorsque c'est, au contraire, un point végétatif ayant subi la vie submergée, les méats ont l'apparence de canaux déliés qui s'anastomosent aux angles des cellules sans y acquérir un diamètre bien notable; leur formation semble s'étendre particulièrement aux *arêtes des cellules*, surtout aux arêtes longitudinales, et leur communication mutuelle s'accomplit librement de très bonne heure, avec la plus grande facilité.

Ainsi dans la vie terrestre, l'air libre intérieur serait contenu dans des espaces alternativement larges et très étroits, tandis que, dans la vie submergée, cet air intérieur serait contenu dans des canaux capillaires d'un diamètre uniforme, ou ne variant que d'une manière lente et régulière. Cette différence essentielle doit retentir fortement sur la circulation de cet air contenu dans ces espaces, et la lenteur de la circulation chez les plantes terrestres serait due à ce phénomène physique qui permet à certaines machines pneumatiques de faire le vide avec un piston ne touchant pas le corps de

pompe, mais *crénelé* sur sa surface (machine de Deleuil).

J'ai reconnu qu'en effet le procédé d'injection, indiqué plus haut, réussit plus difficilement sur les points végétatifs aériens que sur les autres; et souvent même l'injection n'y est pas complète, ce qui est bien d'accord avec une circulation extrêmement difficile dans ces espaces aérifères. Je n'ai pu vérifier encore le degré de généralité du fait que j'avance ici ; mais tout porte à croire que dans son sens principal, il est vrai pour un très grand nombre de plantes, et que la *forme* des lacunes aérifères a plus d'influence pour la circulation du gaz interne que *leur volume absolu*. Il est à remarquer, en effet, que chez bien des plantes absolument aériennes, ce volume est considérable, et plus fort que celui de diverses plantes aquatiques (1). Cependant il faut reconnaître que lorsqu'on s'arrête à considérer une même espèce croissant soit dans l'air, soit dans l'eau, le volume des lacunes est plus grand en valeur absolue dans le deuxième cas que dans le premier; de sorte que normalement la *forme* et le *volume* des espaces aérifères s'uniraient pour favoriser les échanges gazeux internes des plantes aquatiques. En même temps, comme le démontrent les recherches de M. Costantin (2), les parois des cellules diminuent d'épaisseur et même la cuticule disparaît presque totalement ; de sorte que ces modifications diverses atteignant toutes les parties du végétal, feuilles, tiges et racines, agissent toutes en faveur des échanges gazeux de la cellule avec le milieu.

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que les gaz peuvent se rendre aux extrémités les plus éloignées du végétal, pointes de tige, de racine ou de feuille, avec une grande facilité ; la *circulation longitudinale* des gaz est certainement bien ménagée chez ces plantes, et l'éloignement d'une cellule à la

(1) Chez l'*Elodea*, par exemple, ce volume n'est, d'après mes mesures directes, que de 3 à 4 pour 100, tandis que chez le *Camphora officinalis* ce volume, donné parfois comme un minimum (*Traité de botanique*, par M. Ph. Van Tieghem, p. 671) atteint 8 pour 100.

(2) Costantin, *Ann. des sciences naturelles*, 1885 et années suivantes. Voy. aussi *Bull. Soc. bot.*

pointe extrême d'un organe ne l'empêche pas de recevoir le contact plus ou moins direct de l'atmosphère interne ou externe. La *circulation transversale* des gaz est-elle aussi bien ménagée? C'est-à-dire n'existe-t-il jamais d'épaisseurs de tissus telles que les gaz ne peuvent que difficilement arriver à la cellule qui s'y trouve enclavée?

4° *Pénétration des gaz dans l'épaisseur des tissus.*

Les observations et les expériences de M. Costantin répondent en partie à cette question : l'amincissement des parois cellulaires est certainement favorable à la pénétration des gaz à travers les cellules, et cet amincissement est une règle générale dans l'habitat aquatique, d'autant plus que la transformation chimique de la membrane en cutine ou en subérine ne se fait que beaucoup moins. Quant au nombre des assises qui peuvent séparer une cellule du milieu externe ou du milieu interne, ce nombre ne paraît jamais dépasser trois. Sur les tiges (*Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, etc.), l'écorce dépourvue de méats n'a jamais plus de cinq ou six assises au total, ce qui fait que l'une des cellules les plus internes de cette écorce n'est séparée du milieu externe ou du milieu interne que par, au plus, trois assises cellulaires. Enfin, dans les feuilles, organe principal des échanges, le nombre des assises devient moindre encore, car les parois ne comprennent au total qu'une seule assise chez l'*Elodea*, deux ou trois assises chez le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes*.

5° *Pression des gaz arrivant aux cellules.*

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que l'aération longitudinale ou transversale de la plante est ménagée d'une manière très parfaite; jamais une cellule n'est séparée d'un milieu gazeux libre ou dissous par plus de deux ou trois épaisseurs de cellules, et pour le plus grand nombre l'arrivée est directe. Nous avons vu, dans la première partie de ces re-

cherches, que la traversée lente des parois des lacunes foliaires, siège principal de la diffusion, modifiait à peine la composition centésimale de l'air libre pénétrant dans les lacunes. Or ces parois comprennent une seule assise de cellules chez l'*Elodea*, deux ou trois assises chez le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes;* ceci rend très probable que l'air doit arriver à une cellule profonde de l'écorce de la tige ou de la racine, avec une facilité analogue, c'est-à-dire que la pression propre de l'oxygène s'y trouve à peu près la même que dans les lacunes de la plante. Comme cette pression est dans les lacunes peu différente de ce qu'elle est à l'extérieur, on peut donc dire que la plupart des cellules reçoivent les gaz de l'air sous des pressions semblables à celles qui sont dans l'eau ambiante; et ceci est vrai pour toutes les cellules, aussi bien pour les plus éloignées à la périphérie de la plante et aux extrémités des organes, que pour les cellules profondes enclavées dans la masse de tissus sans méats aérifères. Si l'eau est normalement aérée, nous pouvons donc dire que :

Le milieu gazeux externe de chaque cellule d'une plante submergée est de l'air libre ou dissous dans lequel les pressions gazeuses sont très voisines de ce qu'elles sont dans l'air libre.

Ce que nous venons de dire s'applique surtout aux échanges respiratoires, la plante étant à l'obscurité. Les échanges dus à l'assimilation chlorophyllienne, beaucoup plus énergiques, paraissent ne pouvoir s'effectuer qu'à travers une faible épaisseur de tissus ou de parois; c'est sans doute une des raisons pour lesquelles la chlorophylle de ces plantes se trouve surtout localisée dans l'assise la plus extérieure, qui est l'épiderme. L'oxygène produit par l'assimilation est surtout rejeté vers l'extérieur, dans l'eau ambiante, car vers l'intérieur il ne trouve qu'un ensemble d'espaces clos de toutes parts; c'est l'inverse de ce qui a lieu chez les plantes aériennes, où l'oxygène produit est rejeté à l'intérieur des lacunes et de là à l'extérieur par les stomates.

CHAPITRE V

ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX INTERNE DE LA CELLULE

Nous savons quelles sont les pressions propres de chaque gaz existant à l'extérieur de la cellule. Il s'agit maintenant d'étudier comment ces gaz pénètrent à l'intérieur et ce que deviennent leurs pressions propres dans la traversée de la membrane, du protoplasma et même du suc cellulaire. La discussion des résultats obtenus dans tout ce qui précède va nous éclairer à ce sujet.

1° *Pression propre des gaz dissous dans la cellule.*

1. *Discussion des résultats obtenus dans l'étude de la diffusion.* — L'un des résultats les plus essentiels de nos études précédentes est que la rentrée des gaz d'une eau sursaturée, se produisant à travers la paroi, ne modifie pas beaucoup les pressions propres des gaz qui la subissent. Ceci est surtout manifeste lorsqu'on emploie une eau faiblement sursaturée, et une température moyenne assez basse, comme le prouvent bien les expériences du 21 novembre :

	Bulles libres	Bulles venant de l'intérieur		
	—	—		
CO^2........	0,64	0,46		0,47
O..........	19,59	19,08	ou	19,45
Az.........	79,77	80,47		80,08

La perte d'oxygène causée par la respiration est réellement insignifiante, de telle sorte que les forces élastiques absolues des gaz libérés dans les lacunes sont à peine différentes de celles des gaz libérés à la surface même de la plante. Or l'équilibre, entre les forces élastiques externes et internes, se produit à travers l'épaisseur de la paroi, puisque celle-ci est continue, et il faut nécessairement que dans l'*intérieur même de cette paroi* les forces élastiques de chaque gaz aient des

valeurs *intermédiaires* entre celles du point de départ et du point d'arrivée ; comme ces forces élastiques externes et internes sont elles-mêmes très semblables, il en résulte que toute l'épaisseur de la paroi, les forces élastiques des gaz sont très voisines de ce qu'elles sont dans l'eau ambiante. Si cette eau est normalement aérée, nous pouvons dire que :

Dans toute l'épaisseur de la paroi limitant l'atmosphère interne d'avec l'eau ambiante, les pressions gazeuses sont les mêmes que dans l'atmosphère extérieure.

Nous pouvons affirmer cela, sans nous occuper de la nature et de la structure de la paroi ; c'est une conséquence absolument nécessaire et qui s'impose d'elle-même. C'est d'elle que l'on peut partir ensuite pour connaître la nature de l'atmosphère intime de la cellule, car la paroi est composée

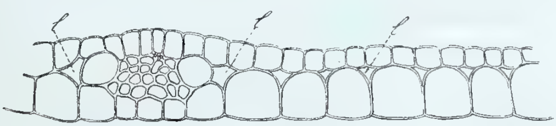


FIG. 8.— Coupe transversale d'une feuille d'*Elodea*, partie médiane. — En dehors du faisceau, le limbe ne comprend que les deux épidermes, entre lesquels sont pourtant des lacunes prismatiques longitudinales, *l*. (La gravure n'a pu rendre la minceur des membranes qui est en réalité plus grande que sur cette figure.)

d'une ou plusieurs assises continues de cellules vivantes, et c'est *à travers ces cellules* que s'est établi l'équilibre : dans toute l'épaisseur non seulement de la membrane, mais encore du protoplasma et du suc cellulaire, les *pressions gazeuses*, telles que nous les avons définies à l'intérieur des liquides, sont *les mêmes que dans l'air libre*. Pour bien saisir ceci, il est nécessaire de s'appuyer sur un exemple.

2. *Diffusion à travers l'épiderme de l'Elodea*. — Une feuille d'*Elodea* a son limbe réduit, comme nous l'avons dit, à ses deux épidermes. La figure 8 représente une coupe transversale d'une portion de ce limbe. On voit que des lacunes *l*, en forme de prismes à quatre pans, courent entre les deux épidermes ; chaque face du prisme correspond à une file longitu-

dinale de cellules épidermiques, deux vers le haut, deux autres vers le bas. Les membranes de ces cellules sont extrêmement minces; à l'intérieur un protoplasma assez abondant tapissait d'une couche épaisse les parois internes de chaque cellule; tout à fait en dedans se trouvait le suc cellulaire.

Il résulte de l'inspection de cette figure que l'air qui, dans les expériences citées plus haut, se diffusait jour et nuit indéfiniment, traversait nécessairement la membrane d'abord, ensuite le protoplasma, et enfin le suc cellulaire (du moins pour la région moyenne de la cellule); puis, arrivant à l'autre côté de la cellule, il entrait de nouveau dans le protoplasma, cheminait jusqu'à la membrane interne et, la traversant, allait se jeter dans la lacune correspondante. Il est impossible d'indiquer une autre voie aux gaz rentrés : car le protoplasma restait parfaitement au contact de la membrane dans les conditions très favorables à la vie où se faisaient les expériences; et il serait invraisemblable de supposer que le cheminement a pu se faire exclusivement dans l'épaisseur de la mince membrane séparatrice des cellules. Le chemin réellement suivi est certainement celui que nous indiquons; il comprend dans la partie moyenne deux épaisseurs de membrane, deux épaisseurs de protoplasma, une épaisseur de suc cellulaire; et du moment que, sur tout le trajet, les pressions gazeuses sont voisines de ce qu'elles sont à l'extérieur, nous pouvons dire que :

1° *Il existe normalement de l'air dissous dans toutes les parties constitutives des cellules épidermiques de l'Elodea, membrane, protoplasma, suc cellulaire;*

2° *La pression propre de chaque gaz y est à peu près la même que dans l'air libre.*

3. *Application aux autres plantes.* — Chez le *Ceratophyllum* et chez le *Stratiotes*, la paroi comprenait plusieurs assises de cellules; le résultat ayant pourtant été le même, c'est-à-dire la composition de l'air diffusé étant restée peu différente de celle

de l'air libre, il en résulte que ce que nous avons dit de l'épiderme pour l'*Elodea* s'applique à chaque cellule constituant ces assises.

Mais d'autre part, nous avons vu que dans l'atmosphère externe baignant chaque cellule de la plante les pressions propres sont à peu près les mêmes que dans l'eau ambiante : il est donc excessivement probable que l'air pénètre dans ces cellules comme dans celles de l'épiderme d'*Elodea*, c'est-à-dire en gardant à peu près sa pression propre; de sorte que, dans une eau normalement aérée :

1° *Il existe toujours de l'air dissous dans toutes les parties constitutives d'une plante aquatique submergée;*

2° *Dans toutes les cellules chaque gaz possède à peu près une pression uniforme qui est la même que dans l'air libre.*

Ces conséquences sont extrêmement importantes; on peut les exprimer d'une manière plus frappante et tout aussi exacte, en disant que chez les plantes submergées :

L'atmosphère intime de la particule vivante est de l'air dans lequel chaque gaz possède à peu près la même force élastique que dans l'atmosphère où nous respirons.

Mais il faut bien s'entendre sur les causes de cet équilibre et sur sa rigeur; en réalité l'équilibre *parfait* des forces élastiques externes et internes n'existe jamais, car la respiration (au moins) subsiste toujours. Mais les dimensions de la cellule et les propriétés de ses parois permettent une diffusion assez rapide, en général, pour que la respiration soit largement satisfaite par une différence très faible des niveaux des forces élastiques externes et internes; c'est là ce qu'exprime la conclusion précédente. Mais, si la respiration augmente beaucoup, par exemple par une élévation de température, l'équilibre ne se produit que par une différence plus forte des pressions (expériences du 9 novembre, p. 116); et de même si des échanges gazeux plus considérables encore deviennent nécessaires (assimilation chlorophyllienne), cette différence peut devenir très grande (p. 125).

Dans ce dernier cas, il est même certain que l'atmosphère

intime de la cellule est beaucoup plus riche en oxygène que le milieu ambiant.

Ce que nous avons dit s'applique donc surtout aux cellules qui n'ont, au moment où on les observe, à peu près que les échanges respiratoires, ce qui n'a lieu pour toutes les cellules de la plante que lorsque celle-ci est à une lumière faible ou à l'obscurité. En tous cas, nous avons le droit de dire que, dans une eau normalement aérée, *la pression propre de l'oxygène dissous dans le protoplasma ne descend jamais beaucoup au-dessous de celle qui existe dans l'air libre.*

Remarque. — Il est très important de considérer que les conséquences précédentes sont absolument indépendantes de la solubilité des gaz dans les éléments constitutifs de la cellule; la pression propre d'un gaz dissous dans un liquide ne dépend pas, en effet, de la solubilité de ce gaz dans ce liquide, mais seulement de la pression qu'il possède à l'extérieur (voy. *Étude physique*, p. 53). Nous pouvons donc affirmer la rigueur de ces conséquences, et, si nous cherchons à connaître dans ce qui suit les coefficients de solubilité dans chaque partie constitutive de la cellule, c'est dans un tout autre but.

2° *Solubilité des gaz dans les éléments de la cellule.*

Nous avons établi dans la première partie de notre travail que la paroi tout entière fonctionne dans les échanges gazeux comme une lame d'eau immobilisée, et nous avons fait remarquer que vraisemblablement cet effet était dû, au moins en partie, à la proportion très forte d'eau que contient cette paroi, 80 à 90 pour 100 (voy. p. 77). Il est permis de nous demander maintenant si chaque partie constitutive de la paroi n'a pas son influence propre, et nous devons considérer successivement ces diverses parties, membrane, protoplasma, suc cellulaire.

1. *Solubilité des gaz dans la membrane.* — Je n'ai pas fait d'expériences spéciales au sujet de la membrane, car ces expé-

riences ont été faites assez complètement par M. Bœhm (1).

Ce physiologiste a reconnu que l'atmosphère condensée dans divers tissus morts, ayant subi l'action du vide, avait une proportion d'oxygène variant de 25 à 34 pour 100.

Une telle composition semble indiquer un ceofficient de solubilité voisin de celui de l'eau, quel que soit du reste l'état du gaz après la diffusion. Or l'auteur a expérimenté sur des membranes sèches aussi bien que sur des membranes humides et a trouvé toujours des proportions d'oxygène analogues. Il en résulterait que les parois cellulaires *sèches* auraient un coeficient de solubilité voisin de celui de l'eau.

Il est vrai que l'auteur a expérimenté sur des tissus dont la nature chimique (liège, ligneux) était en général différente de celle des plantes aquatiques (cellulose); de sorte que ce n'est qu'avec une approximation peu rigoureuse que nous pouvons nous servir de ses résultats pour les plantes aquatiques; nous dirons donc seulement que *la solubilité des gaz dans la membrane paraît être voisine de ce qu'elle est dans l'eau.*

Du reste la membrane est ici tellement mince en général, que les échanges gazeux peuvent difficilement être modifiés par elle seule; ce sont à proprement parler le protoplasma et le suc cellulaire qui constituent la presque totalité de la paroi à travers laquelle s'opère la diffusion.

2. *Solubilité des gaz dans le protoplasma.* — S'il en est ainsi, nous pouvons juger de la solubilité des gaz dans le protoplasma en faisant la différence entre la solubilité totale et la solubilité propre dans le suc cellulaire.

Il est évident, d'après ce que nous savons, que cette différence est nulle, car la paroi tout entière fonctionne comme une lame d'eau (voy. p. 78), et le suc cellulaire est de l'eau presque pure, du moins chez ces plantes. La solubilité dans le protoplasma serait donc aussi voisine de celle dans l'eau.

Du reste, il faut reconnaître qu'il n'y a rien là de surpre-

(1) Bœhm, *Bot. Zeitung*, 1883, nos 32, 33 et 34.

nant : le protoplasma chez ces plantes est riche en eau, comme l'indique sa grande fluidité ; il est probable que la proportion d'eau s'y élève au-dessus de 70 pour 100, puisque dans l'*Œthalium septicum*, Myxomycète dont la consistance est déjà assez ferme, c'est cette proportion de 70 pour 100 qui se trouve exister (1). Or il est une substance que sa composition chimique et ses caractères physiques tendent à rapprocher quelque peu du protoplasma, c'est la gélatine ; une solution de cette substance contenant 80 pour 100, c'est-à-dire à peu près la même proportion que celle qui existe dans le protoplasma, laissait passer les gaz comme une simple lame d'eau, c'est-à-dire possédait les mêmes coefficients de solubilité que l'eau elle-même. La même chose pouvait donc avoir lieu pour le protoplasma, de sorte que nous pouvons dire que, chez les plantes aquatiques :

Il est probable que la solubilité des gaz dans le protoplasma est très voisine de ce qu'elle est dans l'eau.

Remarque. — On voit combien il était utile de distinguer la pression des gaz dissous dans les éléments de la cellule, de leur solubilité dans ces éléments (p. 166) ; car la question de la solubilité est bien moins nettement résolue que celle de la pression, et certes il est bien plus utile de connaître cette dernière, car c'est la pression des gaz et non leur quantité absolue qui règle les échanges gazeux du végétal. Toutefois nous allons voir que la solubilité nous permet d'apprécier des conditions intéressantes qui résultent, pour la plante, de sa propre activité physiologique.

3° *Application aux variations de pressions gazeuses déterminées par la cellule elle-même.*

Les données précédentes nous renseignent sur la valeur moyenne de la pression absolue de chaque gaz dans la cellule ; mais elles permettent d'étudier aussi les écarts que subit cette pression absolue par suite de la vitalité même de la

(1) *Traité de botanique*, par M. Van Tieghem, p. 473.

cellule, c'est-à-dire de déterminer la grandeur relative des variations de la pression, selon la nature du gaz, quand la plante est soumise à des variations de la *respiration* ou de l'*assimilation chlorophyllienne*.

Ces fonctions mettent en jeu des volumes d'oxygène et de gaz carbonique que nous pouvons considérer comme à peu près égaux; la transformation chimique de l'un de ces gaz dans l'autre, se produisant au sein même du protoplasma, n'agit que sur des gaz dissous. Cette transformation produit-elle des variations de pression différentes pour chacun de ces gaz? Pour le savoir, nous allons nous placer d'abord dans un cas simple, supposer que ces volumes égaux apparaissent dans de l'eau.

1. *Cas d'une solution dans l'eau.* — Les pressions nécessaires pour dissoudre des volumes égaux de différents gaz dans un même volume d'eau sont d'autant plus grandes que le gaz est moins soluble dans l'eau; *elles sont exactement en raison inverse de la solubilité du gaz considéré.* Ainsi, pour dissoudre un même volume d'oxygène et de gaz carbonique dans 1 litre d'eau, il faut soumettre le premier à une pression trente fois plus forte environ que le second, parce que le rapport $\frac{\beta_o}{\beta_{co^2}}$ des coefficients de solubilité est à peu près égal à $\frac{1}{30}$. Si p_o et p_{co^2} sont ces pressions, l'on a :

$$\frac{p_o}{p_{co^2}} = \frac{\beta_{co^2}}{\beta_o} \qquad (1)$$

Ce qui donne la valeur relative des pressions selon des facteurs fixes et connus.

Si maintenant ces gaz cheminent à travers une lame liquide sous l'influence de ces pressions p_o et p_{co^2}, dans quel rapport seront leurs vitesses relatives?

Nous savons, d'après la loi d'Exner (voy. 77), que ces vitesses sont pour chacun d'eux:

$$v_o = k\ p_o\ \frac{\beta_o}{\sqrt{d_o}} \qquad\qquad v_{co^2} = k\ p_{co^2}\ \frac{\beta_{co^2}}{\sqrt{d_{co^2}}}$$

Le rapport des vitesses et donc :

$$\frac{v_o}{v_{co^2}} = \frac{p_o\ \beta_o\ \sqrt{d_{co^2}}}{p_{co^2}\beta_{co^2}\ \sqrt{d_o}} \qquad (2)$$

La comparaison des égalités 1 et 2 nous permet de simplifier, ce qui donne l'expression :

$$\frac{v_o}{v_{co^2}} = \sqrt{\frac{d_{co^2}}{d_o}}$$

Donc :

Lorsque des gaz différents voyagent à travers une lame liquide sous l'action de pressions telles que les volumes dissous soient égaux, les vitesses relatives sont inversement proportionnelles à la racine carrée des densités.

On remarquera sans doute que cette définition pourrait aussi s'appliquer à la diffusion des gaz libres, car on sait que les vitesses de diffusion des gaz sont en raison inverse de la racine carrée des densités ; mais il n'y a là rien d'étonnant, car la condition imposée, d'avoir des volumes dissous égaux, a justement pour effet de supprimer le facteur β, coefficient de solubilité. Il en résulte une autre conséquence intéressante, c'est qu'*à la sortie du liquide le rapport des vitesses ne change pas*. Si les gaz sortent du liquide et voyagent à l'état libre, leurs vitesses absolues deviennent beaucoup plus grandes, mais ces vitesses sont encore proportionnelles à $\frac{1}{\sqrt{d}}$, comme dans le liquide.

2. *Application au cas d'une cellule.* — a. *Pressions.* — C'est là justement le cas des échanges gazeux naturels qui se produisent au sein même du protoplasma ; et nous pouvons dire que, si la solubilité des gaz dans le protoplasma est à peu près la même que dans l'eau ;

Les variations de pression produites dans la cellule par les

transformations chimiques de O *en* CO^2 *ou de* CO^2 *en* O *sont toujours environ trente fois plus fortes pour* O *que pour* CO^2.

Il est bien probable que de si grandes variations doivent retentir sur tout l'organisme végétal (1).

b. *Vitesses.* — En tous cas il est certain que ceci favorise la diffusion de l'oxygène, le moins favorisé des gaz à ce point de vue : il regagne l'égalité de vitesses de diffusion grâce à cette différence de pressions introduites spontanément, et même il devient un peu plus rapide que le gaz carbonique, car tout se passe comme si dans les coefficients de diffusion on avait rayé le facteur β (coefficient de solubilité), pour ne laisser que le facteur $\frac{1}{\sqrt{d}}$ qui est évidemment en faveur de l'oxygène.

Comme au bout d'un certain temps il faut qu'il y ait égalité de vitesses dans une respiration régulière, le gaz carbonique prend une pression un peu plus forte jusqu'à ce que cette égalité de vitesses soit établie. La même chose a lieu pour l'assimilation chlorophyllienne, avec cette différence qu'ici l'excès de tension du gaz carbonique rentrant ne peut augmenter, et qu'alors c'est l'excès de pression de l'oxygène sortant qui diminue pour égaliser les vitesses. On peut donc dire que dans les deux sortes d'échanges, respiration et assimilation, une même quantité d'oxygène voyage un peu plus vite sous forme libre que sous forme de gaz carbonique ; et s'il faut que les volumes échangés soient égaux, la quantité absolue de gaz carbonique en mouvement est toujours un peu plus grande que celle de l'oxygène, afin de regagner la même vitesse apparente.

Il est utile de remarquer encore ici que tout ce que nous venons de dire pour les vitesses est vrai quelle que soit la solubilité des gaz dans le protoplasma ; aussi le degré de certitude touchant le rapport des vitesses est-il par cela même beaucoup

(1) Pour l'importance des pressions gazeuses agissant sur les êtres vivants, voy. Paul Bert, *La pression barométrique;* E. Godlewski, *Jahrb. f. wiss. Bot. de Pringsheim,* III, 3 (avec bibliographie); Johannsen, *Untersuch. aus dem bot. Institut zu Tübingen,* 1885, I; Stef. Jentys, *ibid.*, t. II (1888).

plus grand. Je tiens aussi à répéter que les variations de pression, dues à la plante elle-même, sont en général très faibles pour la respiration, mais qu'elles peuvent être très fortes au contraire pour l'assimilation chlorophyllienne.

3. *Sortie des gaz.* — La forte différence des excès de pressions de l'oxygène et du gaz carbonique ne se maintient que tant que ces gaz sont dissous; dès qu'ils arrivent à l'état libre, dans les lacunes par exemple, cette différence devient à peu près nulle; car les volumes apparus et disparus sont égaux, et si la pression absolue de l'oxygène dans les lacunes a varié de $\pm p$, celle de l'acide carbonique aura varié aussi de $\mp p$.

Ensuite ces gaz se mettent à se diffuser dans les espaces intercellulaires avec des vitesses qui sont dans le même rapport qu'avant $\frac{v_o}{v_{co^2}} = \sqrt{\frac{d_{co^2}}{d_o}}$, quoique beaucoup plus grandes en valeur absolue.

4. *Rôle des lacunes.* — L'espace libre des lacunes jouerait donc ici un rôle de régulateur des pressions gazeuses, non seulement pour l'eau ambiante comme nous l'avons vu, mais encore pour les cellules elles-mêmes; et ce fait résulte de ce que dans ces espaces il n'y a plus qu'une seule *capacité* pour tous les gaz, quelle que soit leur nature. Cette régularisation empêcherait les éléments vivants du protoplasma de subir des changements trop étendus de la pression propre de l'oxygène, changements qui seraient sans doute très défavorables au bon fonctionnement de ces éléments.

Chez les Algues et autres nombreuses plantes où cette régularisation n'existe pas à l'intérieur, ordinairement du moins, il tend à se produire de grands écarts, surtout pendant l'assimilation; mais alors les atmosphères superficielles, que nous avons signalées comme généralement abondantes chez ces plantes, ramènent à l'état libre l'excès des gaz qui sont venus sursaturer l'eau ambiante. Elles remplissent alors le même rôle de régulateurs que l'atmosphère interne des

lacunes, mais d'une manière plus imparfaite, et seulement pour le cas de la sursaturation. C'est là sans doute une supériorité des plantes à lacunes sur celles qui n'en ont pas.

4° *Résumé.*

Nous sommes ainsi arrivés à la fin de l'étude des échanges gazeux physiques de la cellule avec son milieu, et, si nous récapitulons rapidement cette étude, nous verrons que l'anatomie et l'expérience nous ont démontré que le milieu externe ou interne de la cellule est (à l'obscurité et dans une eau aérée) très analogue à de l'air libre au point de vue des tensions. L'anatomie nous a en effet montré les gaz arrivant presque directement au contact de chaque cellule, soit par l'eau ambiante, soit par l'arbre gazeux interne, extrêmement ramifié jusqu'aux extrêmes pointes de tous les organes ; la circulation des gaz y est garantie par la forme régulière et par la grandeur des canaux gazeux ; leur pénétration jusqu'aux cellules profondes s'y produit avec une grande facilité, parce qu'il n'existe jamais plus de trois assises entre la cellule considérée et l'eau extérieure ou le gaz intérieur. Après avoir ainsi reconnu que dans l'atmosphère externe de la cellule les pressions gazeuses sont voisines de ce qu'elles sont à l'extérieur, nous avons prouvé, en partant des résultats expérimentaux donnés par la diffusion, qu'à l'intérieur de la cellule ces pressions sont encore à peu près les mêmes, ce qui nous a conduit à affirmer que, le plus souvent, l'atmosphère intime de la molécule vivante d'une plante aquatique est de l'air dissous très peu modifié dans sa composition. A la suite de ce fait important nous avons placé comme considérations finales, la comparaison des écarts de tensions gazeuses de l'oxygène et du gaz carbonique, écarts déterminés par la cellule elle-même ; ils sont beaucoup plus forts pour l'oxygène que pour le gaz carbonique et sont tels que le rapport des vitesses des gaz servant aux échanges reste constant dans la cellule ou hors de celle-ci.

5° *Conclusions.*

Les principales conclusions de cette étude sont les suivantes :

I. *Toutes les cellules vivantes des plantes aquatiques submergées reçoivent les gaz à peu près comme si elles étaient plongées dans de l'eau aérée.*

II. *Les gaz chimiquement libres pénètrent dans la cellule, en gardant des pressions propres peu différentes de ce qu'elles sont dans l'air libre, du moins tant que la plante est dans l'eau aérée et à l'obscurité.*

III. *Les variations de pression produites dans la cellule par les transformations chimiques dues à la respiration ou à l'assimilation chlorophyllienne, sont environ trente fois plus fortes pour l'oxygène que pour le gaz carbonique.*

IV. *Les gaz de la respiration ou de l'assimilation cheminent d'abord à l'intérieur de la cellule, puis dans les lacunes, suivant la loi de l'inverse de la racine carrée des densités.*

CHAPITRE VI

EXTENSION DES RÉSULTATS ACQUIS POUR LES PLANTES AQUATIQUES A L'ENSEMBLE DU RÈGNE VÉGÉTAL

Par leurs cellules les plus extérieures les plantes submergées étudiées sont entièrement aquatiques; par leurs cellules les plus internes au contraire, elles sont absolument aériennes. Est-il permis d'étendre à la fois aux plantes aquatiques sans lacunes internes, et aux plantes franchement aériennes, les résultats acquis pour nos plantes, puisqu'elles tiennent le milieu entre les deux manières de vivre? Une semblable généralisation est très hardie, et pourtant elle m'a semblé permise dans de très larges limites, à cause des considérations suivantes.

Pour les Algues et autres plantes aquatiques submergées

sans lacunes, le milieu externe est le même ; le protoplasma ne diffère très probablement pas d'une manière notable au point de vue de la solubilité des gaz dans sa substance, car les réactions physico-chimiques du protoplasma paraissent être les mêmes pour tous les êtres ; il ne reste plus alors que la membrane, et il est certain que cette membrane est le plus souvent très analogue à celles des plantes que nous avons étudiées, sinon même plus favorable encore aux échanges gazeux. Pour ces diverses raisons il me semble qu'aucune démarcation réelle ne peut être tracée entre les cellules externes des plantes submergées à lacunes et les cellules constituant le corps des plantes submergées sans lacunes.

Pour les plantes aériennes, les parties extérieures seules diffèrent profondément des parties similaires des plantes aquatiques, du moins en nous plaçant au point de vue des échanges gazeux ; dès que nous pénétrons dans l'intérieur, nous trouvons des cellules dont la membrane est généralement de la cellulose pure, quand elles sont vivantes ; cette membrane est mince et renferme un protoplasma qui doit avoir les mêmes propriétés dissolvantes que celui des plantes aquatiques ; des lacunes pleines d'air sont répandues avec une profusion analogue à celle qui existe chez les plantes aquatiques, et donnent à chaque cellule une atmosphère interne saturée de vapeur d'eau comme chez les plantes submergées. Il est vrai que la pression totale de l'air y paraît être plus faible qu'à l'extérieur, mais ceci n'introduit qu'une donnée particulière à ces plantes, et nous pouvons dire qu'ici encore il n'existe aucune démarcation tranchée entre les cellules internes des plantes aquatiques submergées et les cellules internes des plantes aériennes. Il semble même, par les expériences de Boëhm, que la rentrée des gaz par diffusion transversale directe se produise chez ces dernières comme chez les plantes aquatiques, quoique beaucoup moins vite à cause de l'épaisseur et de la nature chimique des tissus.

Le rapprochement actuel est surtout exact pour *une cellule* prise en particulier ; toute cellule végétale vivante semble

être entourée de membranes saturées d'eau (les cellules épidermiques des plantes aériennes sont elles-mêmes dans ce cas par la portion interne de leur surface). Le protoplasma lui-même est pénétré d'une grande quantité d'eau, de sorte que la cellule tout entière, et l'élément protoplasmique, sont imbibés d'eau de toutes parts. La vie a pour théâtre universel, en dernière analyse, cette eau même qui imprègne tout ce qui vit : « tous les êtres vivants sont aquatiques » (Claude Bernard).

Aussi les diverses conclusions que nous avons données successivement pour les plantes aquatiques, s'appliquent-elles à peu près mot pour mot pour les plantes aériennes, et pour les Algues : la diffusion des gaz s'opère à travers la membrane et le protoplasma comme à travers les lames liquides, en suivant la loi d'Exner. La pression absolue des gaz dans l'intérieur de la plupart des cellules est en général peu différente de ce qu'elle est en dehors de la cellule, sauf dans le cas de forte assimilation. La respiration ou l'assimilation produisent des variations de pression trente fois plus fortes pour l'oxygène que pour le gaz carbonique, et ces gaz cheminent alors suivant la loi de la racine carrée des densités, etc.

Quant aux différences notables et nombreuses qui distinguent ces plantes, surtout les plantes aquatiques d'avec les plantes aériennes, elles portent bien plus sur l'aération générale de la plante et sur l'apport et la distribution de l'eau dans toutes ses parties, que sur les cellules elles-mêmes qui changent assez peu leurs propriétés diffusantes, tant du moins qu'elles sont vivantes.

Remarque. — On a dit quelquefois que l'atmosphère intime des éléments vivants est riche en gaz carbonique et pauvre en oxygène ; nous pouvons affirmer d'après nos études que la *pression* du gaz carbonique est toujours très faible à l'intérieur de la cellule même (au moins chez les plantes que nous avons étudiées) ; elle ne se chiffre probablement que par dix-millièmes d'atmosphère, comme dans l'air libre. Ce qui a induit en erreur, c'est que l'on a considéré le plus souvent la *proportion*

de ce gaz dans la totalité des gaz extraits de la plante, et non pas sa *pression propre* (voy. 53); cette proportion est en effet normalement assez considérable, mais elle est rendue bien plus grande encore par la condensation très fréquente d'une certaine quantité de gaz carbonique à l'intérieur de la plante, d'une manière analogue à ce qui se produit avec les bicarbonates; dans ce cas la *proportion* de gaz carbonique doit paraître plus grande encore, tandis que la *pression* réellement libre est toujours très faible.

Enfin il arrive souvent que l'eau baignant les plantes aquatiques contient une proportion de gaz carbonique assez considérable, pour que la pression propre de ce gaz y soit jusqu'à dix et quinze fois ce qu'elle est dans l'atmosphère.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans les recherches entreprises sur le mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques, j'ai respecté autant qu'il est possible les conditions physiologiques naturelles, tout en faisant varier, dans des limites déterminées, les conditions physiques du phénomène. Les expériences ont toujours été entreprises sur des végétaux vivants et, dans tous les cas, les gaz ont parcouru le trajet même qu'ils suivent dans la plante.

J'ai ainsi étudié successivement :

1° Le milieu externe et le milieu interne de la plante;

2° Le milieu externe et le milieu interne de chacune de ses cellules.

1° *Milieu externe de la plante.* — Les plantes aquatiques submergées étant plongées dans de l'eau aérée, j'ai fait voir, par une étude de ce milieu, que :

L'air dissous dans les eaux naturelles possède sensiblement la même pression que dans l'atmosphère, c'est-à-dire que 1 litre d'eau pris à une profondeur quelconque et transporté à

la surface, se trouverait immédiatement en équilibre avec l'air extérieur, au point de vue des gaz dissous.

On comprend quelle est l'importance de ce fait pour les conditions de la vie des êtres qui respirent uniquement les gaz dissous dans l'eau.

Toutefois, il faut remarquer que la lenteur avec laquelle se meuvent les gaz dans leurs solutions détermine sans cesse des excès ou des défauts de saturation qui créent des conditions spéciales pour les êtres qui y sont plongés. De sorte que, s'il est vrai de dire qu'en moyenne la pression des gaz dissous est la même que dans l'air libre, les variations de la pression propre à chaque gaz sont plus grands que dans l'atmosphère.

2° *Milieu interne de la plante.* — Une méthode spéciale, celle du vide interne, nous a permis de reconnaître que les gaz traversent les parois des plantes submergées comme une simple lame d'eau, et que cette diffusion reste absolument la même, que la plante soit plongée dans l'air ou dans l'eau aérée; nous avons montré ainsi que l'oxygène se diffuse à travers les parois des plantes environ deux fois plus vite que l'azote, et le gaz carbonique cinquante-cinq fois plus vite.

Dans une autre série d'expériences, nous avons reconnu que les variations de pression mises naturellement en jeu par la plante sont en général extrêmement faibles quand il s'agit de la respiration seule; de sorte que :

Si l'eau est normalement aérée, le gaz des lacunes est de l'air à peu près pur.

Pour l'assimilation au contraire, il se produit d'assez fortes différences de pression, et il en résulte très souvent le dégagement spontané de bulles par des déchirures accidentelles; le même phénomène se produit fréquemment lorsque l'eau est sursaturée, et c'est par ce moyen que nous avons étudié l'atmosphère interne dans des conditions souvent réalisées dans la nature.

Une étude purement descriptive d'un certain nombre de faits naturels nous a permis de montrer l'extension des résul-

tats précédents aux circonstances ordinaires de la vie des plantes submergées.

3° *Milieu externe de la cellule.* — En analysant ensuite la manière dont l'air, libre ou dissous, est réparti dans tous les sens à l'intérieur et à l'extérieur de la plante, nous avons fait voir que :

L'air arrive à chaque cellule à peu près avec la même pression que celle qu'il possède dans l'eau ambiante et dans les lacunes.

4° *Milieu interne de la cellule.* — En examinant le chemin que suivent les gaz pour pénétrer à l'intérieur de la plante, nous avons pu reconnaître que *chaque cellule* a été traversée directement; d'où il résulte que :

Il existe de l'air simplement dissous dans la substance même de la cellule.

La comparaison des pressions au point de départ et au point d'arrivée nous a indiqué que :

Ces gaz dissous dans la cellule y possèdent la même pression qu'à l'extérieur, c'est-à-dire que l'atmosphère intime de chaque particule vivante est de l'air dissous où les pressions sont voisines de ce qu'elles sont dans l'atmosphère libre.

Ce travail a été commencé en 1886 au laboratoire de la Faculté mixte de médecine et de pharmacie de Bordeaux, sur le conseil de M. Merget.

Ces recherches ont été continuées en 1887, 1888 et 1889 au laboratoire de botanique de la Sorbonne, sous la direction de M. Gaston Bonnier.

PRODROME

D'UNE

HISTOIRE NATURELLE DES AGARICINÉS

Par M. V. FAYOD

AVANT-PROPOS

La botanique systématique moderne est caractérisée avant tout par sa tendance synthétique.

Les botanistes ne sont plus autant préoccupés de découvrir des espèces nouvelles, et de les restreindre dans des diagnoses précises, comme au temps des De Candolle, des Reichenbach, et plus spécialement en mycologie, au temps des Desmazières, des Montagne, des Fries, et de bien d'autres encore.

Depuis que le Darwinisme mûri domine la science, on voit journellement apparaître des monographies de groupes, de genres et d'espèces qui tendent toutes vers un but unique : celui de déterminer, autant que faire se peut, les affinités *naturelles* des plantes, afin de reconstituer petit à petit, dans la mesure du possible, l'arbre généalogique du règne végétal.

On reconnaît de plus en plus que le seul fondement sérieux du système naturel est l'étude approfondie de la forme, et la détermination des affinités, tant morphologiques que biologiques, qu'elle a avec ses voisines.

Mais pour édifier ensuite sur des bases solides, les matériaux ne sauraient être ni trop nombreux, ni de trop bonne qualité, ni trop bien travaillés. La science a besoin, encore actuellement, d'un grand nombre d'observations soignées et raisonnées, avant qu'elle puisse songer à construire l'édifice définitif, et ce n'est pas sans raison que, dernièrement encore,

un de ses pionniers les plus émérites essayait, par sa critique, la résistance de quelques faits, considérés jusqu'ici comme inébranlables (1).

Le présent travail ne prétend pas avoir l'honneur d'être mis au rang des matériaux de l'édifice dont je viens de parler. Son but est plus modeste : il doit simplement démontrer que, malgré le grand nombre de travaux qui ont été écrits sur les Hyménomycètes en général, et les Agarics en particulier, on est encore bien éloigné de les connaître comme on le devrait, et, par conséquent, de pouvoir établir les affinités des formes et des groupes entre eux, d'une manière définitive.

Comme il faut toujours commencer par établir un canevas, quitte à le modifier dans la suite s'il ne répond plus aux faits, je me suis permis, dans ce travail, d'esquisser tant bien que mal une histoire naturelle des Agaricinés en m'appuyant presque exclusivement sur mes propres recherches, que j'ai commencées il y a bientôt dix ans, et qui s'étendent actuellement à plus de neuf cents espèces. C'est un chiffre assez respectable en lui-même, mais qui ne représente qu'un cinquième environ du nombre total des formes d'Agarics actuellement connues.

Je me suis borné, dans le présent travail, à ne considérer que les faits tant morphologiques que biologiques qui peuvent être de quelque utilité pour la classification naturelle de ces végétaux. C'est aussi la raison pour laquelle je me suis souvent écarté du terrain purement morphologique dans la première partie de ce travail; mais les considérations physiologiques auxquelles je me suis arrêté ne seront pas inutiles, je l'espère, dans l'appréciation des divers caractères des Champignons qui nous occupent.

La première partie de ce travail traite de la morphologie générale des Agaricinés.

Il était, en effet, nécessaire de s'entendre premièrement sur

(1) S. Schwendener, *Ueber Richtungen und Ziele der mikroscopischbotanischen Forschung*. Discours prononcé à l'Université de Berlin, le 15 octobre 1887.

la valeur des termes et des différentes parties du thalle de l'Agaric, avant d'entreprendre de caractériser les différents groupes. J'ai été forcé, dans ce travail, de distinguer et de nommer plusieurs parties des tissus qui n'avaient point encore été remarquées. Ces dernières, très saillantes sous le rapport morphologique et physiologique, constituent souvent des caractères importants.

Ceci seulement pour excuser une augmentation de la terminologie des Basidiomycètes, qui pourrait paraître superflue, attendu que cette dernière est déjà très étendue.

Dans la seconde partie de ce mémoire, j'ai donné un aperçu des groupes naturels des Agaricinés, tels que me les a fait connaître l'étude approfondie d'un grand nombre d'espèces.

J'ai été fréquemment obligé, dans cet exposé, de distinguer et de nommer ce qui avait été confondu jusqu'alors, comme aussi souvent de réunir ou seulement de rapprocher ce qu'on avait tenu éloigné.

Il va sans dire que le système naturel, tel que mes travaux me l'ont fait connaître, n'a point la prétention d'être parfait. Il est, en effet, impossible de se prononcer d'une manière définitive sur les affinités de genres dont on connaît tout au plus un tiers des espèces qui y appartiennent probablement, et dont on déduit le type de développement de celui de quelques-unes de leurs formes. Il faudra encore une foule de recherches afin d'établir définitivement ou de réfuter les faits que j'ai cherché à dégager dans ce mémoire.

Ce dernier n'a d'autre but que de présenter aux mycologues un schéma des affinités naturelles des nombreux types d'Agaricinés. Puisse-t-il faire comprendre que, pour ces Cryptogames, aussi bien que pour les autres, les classifications artificielles, basées sur un ou deux caractères, ont fait leur temps; la seule méthode synthétique permise actuellement en systématique est celle qui tient compte de tous les caractères des types pour les rapprocher. Il est, par conséquent, tout à fait nécessaire d'étudier et de décrire plus exactement les formes, qu'on ne l'a fait jusqu'ici. J'ose espérer que ce travail,

qui invite les agaricologues à approfondir davantage leurs observations, leur fournira en même temps le moyen d'exprimer en peu de mots et très exactement la structure des formes qu'ils auront étudiées. Seulement alors on pourra songer à faire des rapprochements sérieux, et c'est précisément parce que jusqu'ici la chose était le plus souvent impossible, que je n'ai pu me servir dans cet aperçu que de mes observations personnelles.

Les formes une fois bien étudiées peuvent alors éventuellement être groupées en séries, mais ces dernières ne doivent être considérées comme phylogénétiques, soit représentant les affinités naturelles des formes, que lorsque *toutes* les particularités spécifiques de ces dernières cadrent avec celles de leurs voisines; en d'autres termes, quand, dans une série établie d'après un seul caractère saillant, on retrouve dans *tous* les autres caractères une gradation progressive ou régressive semblable.

Si, dans le cours de ce travail, je me suis exprimé quelquefois en téléologue, cela n'a été que pour faire saisir en peu de mots les rapports mutuels de certaines dispositions et de certaines particularités de structure.

Je tiens à ne pas être considéré comme téléologue et n'admets, en science comme en philosophie, que le fatalisme.

La structure d'un complexe quelconque, qu'il soit formé d'atomes, de molécules, de tagmes, de micelles ou de cellules, et la position qu'il occupe dans l'espace, apparaîtront constamment à l'esprit du philosophe comme la conséquence historique inévitable des lois physiques générales, qui sont innées à la matière, des affinités spécifiques développées à l'intérieur du complexe par l'espèce de substance dont il est formé, et la position respective de ses éléments constitutifs.

Il suit de là que toute explication téléologique n'est en vérité qu'une nouvelle expression des faits, surgie du besoin que nous avons de tout ramener à des schémas ou des mécanismes simples et compréhensibles, mais qu'en vérité elle ne nous

renseigne en aucune manière sur les causes génétiques de la forme et de la structure des êtres organisés.

Ce même raisonnement montre que c'est dans la connaissance exacte de la constitution physique et chimique du protoplasme et de ses produits, comme aussi dans celle de l'action des facteurs ambiants sur celui-ci, que l'on doit chercher ces dernières. Les plus petits détails de structure comme la forme totale de l'organisme inférieur apparaîtront alors comme la conséquence tout aussi inévitable que le résultat d'un calcul, si jamais l'on peut arriver à coordonner assez bien les faits, pour qu'ils soient susceptibles d'être saisis d'emblée. Jusque-là, nous le répétons, toute autre explication est illusoire. Elle ne peut servir qu'à endormir l'esprit des investigateurs, car elle acquiert nécessairement un sens profond, occulte, si elle admet l'existence d'autres causes premières que celles qui existent en réalité, soit les propriétés physico-chimiques de la matière, le temps et l'espace.

Ceci soit dit, en passant, en réponse à la thèse que soutient M. Schwendener, et qu'il fit entrevoir comme celle de l'avenir, dernièrement encore, dans le discours que j'ai cité plus haut.

Si l'on ne peut qu'abonder dans la manière de voir de cet auteur, quant à la méthode de progression des études et à celle de raisonner les résultats obtenus, on doit, à mon avis, ne se servir d'explications téléologiques que pour mieux faire saisir les rapports histologiques et autres, qui existent, en réalité, mais qui n'ont certainement pas d'autre cause que leur histoire physico-chimique, si je puis m'exprimer ainsi.

Je reconnais volontiers qu'il n'est pas possible actuellement de rattacher à ce terme une idée précise, ou même seulement ébauchée, de la formation de la cellule la plus simple et *à fortiori* de celle de complexes cellulaires, tels qu'une Phanérogame ou même le plus grand nombre des Cryptogames; mais si, selon toute probabilité, on ne parviendra jamais à faire une synthèse mentale de tous les éléments de diverse nature qui constituent ces derniers (même en admettant qu'on soit arrivé à les déterminer tous), il n'est pas dit que la chose soit impos-

sible pour les formes les plus simples, malgré la complexité de structure probable du protoplasme. C'est dans ce sens que l'on doit travailler, et non point poser des bornes à son activité mentale en se complaisant à des résultats provisoires.

Tels sont les points de vue qui m'ont guidé dans la tâche périlleuse de débrouiller les affinités naturelles des formes et des groupes, de leur assigner la place qui leur appartient de droit dans le système et d'établir la valeur relative des diverses espèces de tissus, qu'on observe dans le thalle des Hyménomycètes et spécialement chez ceux qui nous occupent.

Plus d'un mycologue pourrait être frappé à juste titre de la manière souvent inégale dont j'ai traité la matière. Ce défaut provient de ce que je n'ai voulu employer pour cette étude, comme je l'ai déjà dit, presque exclusivement que des exemplaires frais. Or quiconque a collectionné des Hyménomycètes, sait que la présence de ceux-ci est, non seulement le plus souvent étroitement liée aux localités et aux saisons, mais encore aux conditions météorologiques; dans les années sèches, il est presque inutile de chercher un certain nombre de formes, qu'on ne rencontre que lorsque l'année a été pluvieuse.

Je saisis avec plaisir cette occasion pour exprimer ma gratitude à tous ceux qui m'ont facilité ce travail d'une manière quelconque. Je nommerai ici seulement MM. le professeur O. Penzig (Gênes), les Drs E. Fischer (Berne), Hans Schinz (Zurich), et Döderlein (Strasbourg). Je dois aussi beaucoup à feu mon illustre et révéré maître, le professeur A. de Bary, qui a bien voulu lire les épreuves de ce travail et m'a aidé de sa critique et de ses conseils.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU THALLE DES AGARICINÉS

L'Agaric se compose, comme l'on sait, de deux parties bien distinctes, tant au point de vue morphologique que physiologique; ce sont :

1° Le *mycélium;*

2° Le *carpophore.*

Nous les étudierons successivement.

1. Le Mycélium.

§ 1er. Le mycélium des Agarics, comme celui des autres Champignons, remplit chez ceux-ci le même rôle que les racines chez les plantes supérieures.

Cette analogie, mise en évidence surtout par M. Sachs, est aussi exacte que de haute portée.

La différence essentielle entre ces deux organes ne réside pas autant dans celle de leurs structures respectives que dans leur activité physiologique. En effet, le mycélium puise dans son substratum toutes les substances qui doivent constituer le thalle du Champignon, et les élabore, tandis que la racine d'une plante supérieure n'est pas capable, on le sait, de fournir à celle-ci les hydrocarbures, spécialement la cellulose nécessaire à son édification.

§ 2. Je distingue chez les Champignons, spécialement chez les Agarics, les trois sortes suivantes du mycélium :

A. Le *mycélium primaire :* soit celui qui provient directement de la spore ou d'un mycélium ancien ;

B. Le *mycélium secondaire :* il dérive des hyphés du carpophore déjà développé ;

C. Les *pseudorhizes*, ou formations mycéliques radiciformes qui se développent à la base du carpophore par l'initiale des cellules de cette région.

A. LE MYCÉLIUM PRIMAIRE.

§ 3. On peut diviser, avec de Bary, les mycéliums primaires en deux catégories :

Les uns fonctionnent comme de vraies racines, ou plutôt comme les suçoirs des Phanérogames parasites; les autres ont tout à fait la signification physiologique de rhizomes et de

tubercules; ils servent comme ces derniers de dépôt ou de magasin pendant la période de repos du mycélium, pour les matériaux plastiques de réserve destinés à initier la nouvelle période de végétation.

J'appellerai les mycéliums de la première catégorie : *mycélium ordinaire* (mycelium commune) ; ceux de la seconde, par contre, constituent le *mycélium persistant* (mycelium persistans) des auteurs modernes.

α. MYCÉLIUM ORDINAIRE.

§ 4. Le mycélium qui provient directement de la spore est constitué, comme l'on sait, de hyphés allongés et cloisonnés, au moins dans les stades quelque peu avancés de son développement.

Le contenu de ces derniers est généralement limpide, si l'on excepte celui de l'extrémité des filaments mycéliques qui est ordinairement un protoplasme assez dense et souvent écumeux.

L'accroissement de ces filaments est surtout apical ; ils se ramifient acropétalement d'une manière assez régulière, surtout si le substratum est homogène.

Ces hyphés ont aussi la propriété d'augmenter leur diamètre transversal, soit de s'épaissir, même lorsqu'ils ont cessé de croître en longueur, comme aussi celle de pousser des rameaux à des points quelconques de leur surface sous l'influence de certaines conditions.

Les rameaux d'un tel hyphé peuvent se séparer de ce dernier au moyen d'une cloison, ou former celle-ci à quelque distance de leur base.

Tout ceci étant des particularités communes à presque tous les mycéliums de cette catégorie, nous ne nous y arrêterons pas davantage.

La membrane des hyphés du mycélium ordinaire est mince, souple, élastique ; ces propriétés sont, pour ainsi dire, l'expression morphologique de ses fonctions. En effet, tous ces

caractères cadrent avec l'énorme activité qu'il doit déployer pour fournir au carpophore les matériaux nécessaires à son développement. D'après cela, on doit s'attendre à rencontrer ces dites propriétés saillantes surtout chez les formes qui se développent très rapidement (Coprins, Strophaires, etc.), et l'observation directe vient, en effet, confirmer cette déduction.

§ 5. Il n'est pas prouvé, pour autant que nous le sachions, que toute la surface du filament mycélique fonctionne d'une manière égale dans l'absorption des substances qu'il puise dans le substratum. L'inverse pourrait avoir lieu, et même être éventuellement accompagné d'une sélection quantitative et qualitative.

Le fait que les hyphés des mycéliums parasites xylophiles appartenant à la catégorie qui nous occupe, se trouvent comme incrustés dans les parois cellulaires, semble indiquer que l'activité fonctionnelle du mycélium est presque exclusivement localisée à la pointe des hyphés. En effet, si toute la surface du mycélium travaillait de la même manière que l'extrémité de ses filaments, on devrait rencontrer ces derniers libres dans un canalicule, ce qui est contraire à l'observation.

Il est, du reste, aisé de démontrer directement, ou à l'aide de réactifs, que la pointe de la plupart des filaments mycéliques est plus ou moins mucilagineuse; or cette propriété, certainement importante, semble indiquer, en effet, que c'est dans l'extrémité des filaments que se développe la plus grande activité fonctionnelle du mycélium.

On peut constater, il est vrai, chez une foule d'espèces, particulièrement chez celles qui croissent relativement lentement (*Clitocybe maxima*, *Pleurotus geogenius*, etc., etc.), la présence de filaments mycéliques recouverts dans toute leur longueur de particules du substratum. Dans ces cas, il n'est pas rare de trouver toute la surface du filament plus ou moins mucilagineuse. Cependant le fait que ces particules sont densément agglomérées, surtout à l'extrémité de ces filaments, et que les parties anciennes n'en montrent que çà et là, ce fait, dis-je, semble indiquer, lui aussi, que la densité croissante de

la membrane des hyphés à partir de la pointe, met très vite un obstacle au fonctionnement du protoplasme mycélique.

Il est probable que ce dernier agit sur le substratum au moyen d'un ferment qu'il sécrète, au moins si l'on en juge par ce qui est connu pour d'autres Champignons (1).

Les filaments du mycélium ordinaire sont en général très fins; leur grosseur, qui varie au reste considérablement suivant les espèces et surtout suivant l'humidité du milieu, augmente ordinairement lorsque le mycélium est bien nourri.

Ce fait explique plus ou moins pourquoi les genres *Panacolus* et *Stropharia*, et certains *Coprinus* coprophiles, ont un mycélium plus grossier que la plupart des espèces géophiles, et pourquoi les exemplaires qui croissent par hasard dans des lieux assez secs, ont un mycélium abondant et très fin. Ces derniers sont pour ainsi dire obligés de développer considérablement la surface active de leur mycélium pour subvenir aux besoins du carpophore.

Ces considérations peuvent s'appliquer du reste, *mutatis mutandis*, d'une manière générale aux racines des plantes supérieures.

§ 6. Quant au mode d'agrégation des hyphés et des filaments mycéliques, qui devrait nous occuper maintenant, nous n'en dirons que quelques mots, attendu que le mycélium des Agarics n'offre rien de saillant sous ce rapport. Seules les « boucles de hyphés », comme les nomma Hoffmann qui les signala en premier lieu, méritent de nous arrêter un instant. Leur structure et leur développement sont si connus, surtout par les travaux de de Bary (2) et de Brefeld (3), que je puis me contenter d'avoir mentionné ces sources. Je ne m'occuperai ici que de la distribution encore peu connue de ces organes chez les différents groupes d'Agarics, attendu que les résultats que j'ai obtenus permettent au moins d'émettre une hypothèse,

(1) Voy. de Bary, *Ueber einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten* (*Bot. Zeitg*, 4 juin 1886).

(2) De Bary, *Pilze*, p. 2.

(3) O. Brefeld, *Schimmelpilze*, III, p. 17, tab. I, fig. 3.

sinon sur la cause génétique, au moins sur la fonction encore entièrement obscure de ces singulières formations.

D'après mes observations, les boucles de hyphés sont rares, déformées ou manquent entièrement chez les Champignons dont les hyphés ont des parois ou très épaisses (certains Lenzites, la plupart des Polypores ligneux et subéreux, etc.) ou très minces (*Coprinus*, *Psathyra*, au moins dans le carpophore), comme aussi chez ceux qui paraissent avoir un tissu spécialement destiné au transport des matières plastiques tels que les *Russula* et *Lactarius*. Aucune des espèces de ces deux genres que j'ai étudiées (environ soixante espèces) ne possède de boucles, au moins dans le carpophore, et celles des autres genres nommés ci-dessus, qui en possèdent, les ont en général tellement déformées (fréquemment ouvertes et prolongées alors en rameaux ou en apophyses) qu'elles ne sont plus dignes de leur nom. Dans le mycélium, au moins dans celui des *Coprinus*, elles sont généralement normales.

Tous ces faits paraissent indiquer que les boucles ont une certaine importance pour le transport des matières plastiques : elles manquent, en effet, dans les tissus des Champignons coriaces à croissance très lente où ces dernières voyagent probablement à l'intérieur de la membrane (plusieurs Lenzites ont une grande partie de leurs hyphés à parois épaissies jusqu'à obturation complète ou seulement partielle de leur lumen) et manquent également chez les espèces à croissance rapide dont les hyphés ont des parois fort minces probablement plus poreuses, et en tout cas des cloisons relativement plus grandes.

Le fait que chez beaucoup d'*Hygrocybe*, de *Psathyra*, de *Nolanea*, d'*Amanita*, etc., etc., les boucles sont à peine développées (peut-être résorbées !) aux gros hyphés du thalle, tandis qu'elles sont typiques aux hyphés filiformes (connectifs) de ces Champignons, comme aussi à ceux des *Entoloma* (*E. prunuloides* et formes voisines) qui en sont exclusivement composés, ce fait, dis-je, peut être également allégué en faveur de mon hypothèse. Je pourrais citer encore un grand nombre de faits à l'appui, mais je me limiterai aux suivants :

Chez certains *Mycena* (*M. galericulata* et voisins) les boucles se trouvent exclusivement sur le mycélium et chez le *Schizophyllum*, le *Lenzites sepiaria* et *abietina* seulement aux hyphés à parois minces du thalle. Je n'en ai pas trouvé chez les *Lenzites betulina* et *albida*, dont tous les hyphés ont des parois très épaisses. Chez les *Marasmius urens*, *peronatus*, etc., enfin, les boucles sont fort bien développées aux hyphés mycéliques isolés, mais elles disparaissent — au moins n'en ai-je pas su découvrir — lorsque ces hyphés s'agglutinent en houppes.

§ 7. Considérons maintenant brièvement quelques autres particularités morphologiques du thalle des Agarics qui ont probablement une certaine importance pour l'égale et prompte répartition des substances plastiques. Elles appartiennent toutes aux trois catégories suivantes :

1° Les hyphés, souvent de qualité et d'âge divers, peuvent se souder entre eux tout en conservant l'intégrité de leur membrane. C'est une chose fort remarquable et que l'on observe spécialement sur les mycéliums, que lorsque deux cellules sont rapprochées l'une de l'autre, il arrive fréquemment que chacune des deux cellules émette un processus latéral qui croît à la rencontre de son vis-à-vis et finit par se souder avec lui. Il m'est même arrivé d'observer une résorption de la paroi moyenne comme l'a indiqué R. Hartig (1), qui relève avec plus ou moins de raison l'analogie de ce phénomène avec une copulation (par exemple, des Conjuguées).

2° Cette résorption constitue le second mode de communication des hyphés entre eux. On les dit alors fusionnés. Les membranes des hyphés en question sont souvent résorbées sur toute la surface de contact.

3° Les hyphés communiquent encore entre eux au moyen de ponctuations situées aux cloisons transversales (2). Jusqu'ici on ne les a pas observées ailleurs. Elles sont souvent fort évidentes, par exemple dans les gros éléments des rhizomor-

(1) R. Hartig, *Der ächte Hausschwamm*. Berlin, 1885, p. 15.

(2) Strasburger, *Botanisches Practicum.*, 1884, p. 324.

phes de l'*Agaricus platyphyllus* et dans ceux du stype du *Lentinus tigrinus*. D'après Strassburger, il en existe un au milieu de chaque cloison des hyphés de l'*Agaricus campestris*.

Les hyphés du mycélium primaire peuvent, lorsqu'ils sont nombreux, se feutrer ou s'agglomérer ensemble de manière à former des pelotons, des feutres, des membranes ou même des cordons. Suivant les espèces, le mycélium primaire prend le plus souvent telle ou telle forme, mais il n'est pas rare de rencontrer toutes ces formes d'agrégation chez un seul et même mycélium (*Armillaria mellea*, *Panus stypticus*, *Lentinus tigrinus*, etc.). Dans les diagnoses, on peut employer avec avantage les expressions de mycélium *hyménoïde*, *malacoïde* et *nématoïde* que Léveillé a introduites pour désigner trois formes du mycélium primaire agrégé (1).

β. MYCÉLIUM PERSISTANT.

§ 8. Les mycéliums de cette catégorie sont ceux qui conservent la vie de l'espèce à l'état latent pendant les périodes de repos de la végétation, et qui, lorsqu'un concours de circonstances favorables vient réveiller cette dernière, servent de point de départ à la végétation nouvelle.

Le protoplasme de ces mycéliums, lorsqu'il reprend son activité, doit par conséquent se nourrir au commencement de matériaux élaborés et accumulés pendant la période de végétation précédente.

Le mycélium persistant est, en effet, lors de sa formation, un centre vers lequel afflue et s'accumule le contenu du mycélium ordinaire, qui périt entièrement peu après, au moins dans la majorité des cas.

Ce phénomène peut être comparé à celui par lequel le contenu des feuilles des plantes vivaces se déverse en automne dans la tige de celles-ci.

Les mycéliums persistants sont donc des réservoirs de

(1) Léveillé, *Diction. d'hist. nat. d'Orbigny* (art. MYCOLOGIE, p. 483).

matériaux plastiques, qui peuvent être comparés à ce titre aux rhizomes et aux tubercules des plantes supérieures.

La qualité des matériaux de réserve est naturellement différente dans les deux cas; cependant, ici aussi, l'analogie est assez grande, attendu que ce sont également des hydrocarbures (glycogène, mannite, etc.) (1) et des huiles grasses qui s'accumulent dans le mycélium persistant.

Comme toute accumulation de capitaux a besoin d'être protégée, si elle est destinée à servir exclusivement à une certaine postérité, les mycéliums persistants qui recèlent ceux de l'espèce, sont pourvus en général d'une membrane épaisse et résistante qui protège leur contenu contre une agression extérieure.

Si ces mycéliums sont formés d'une agrégation de hyphés, ce ne sont que ceux de la périphérie qui présentent cette particularité.

§ 9. Ces modifications chimiques de la membrane cellulaire sont généralement accompagnées d'une coloration plus foncée de celle-ci. De Bary nomme *sclérose* l'ensemble du phénomène et relève l'analogie qu'elle offre avec la subérification.

Les cellules sclérotisées ont cependant une propriété essentielle que ne possèdent pas celles à membranes subérifiées, à savoir de conserver toujours, jusqu'à de certaines limites, la faculté de résorber leur membrane à n'importe quel point de leur surface et d'y pousser un rameau nouveau de mycélium primaire.

Une autre propriété, commune probablement à tous les mycéliums (au moins à ceux de la première et de la seconde catégorie), mais qui frappe surtout chez les mycéliums persistants, est leur complète indépendance de la gravitation.

D'autre part, ils sont généralement très hydrotropes et obéissent en outre à des influences encore obscures de nature probablement chimique.

(1) L. Errera, *Les réserves hydrocarbonées des Champignons* (*Comptes rendus*, août 1885).

On ne sait pas encore si tous les Agarics possèdent un mycélium persistant. Il se peut fort bien que plusieurs d'entre eux supportent les conditions contraires à leur végétation sous forme de spore, comme cela a lieu, par exemple, pour quelques espèces coprophiles. Je ne prétends cependant pas nier par là la possibilité d'une telle formation même chez ces dernières.

Les myséliums persistants peuvent être répartis dans les trois catégories suivantes :

1° Mycéliums persistants *nématoïdes*, ou filamenteux ;

2° Mycéliums persistants *spartoïdes*, ou cordonnés ;

3° Mycéliums persistants *tuberculeux*.

Ces deux dernières sortes de mycéliums représentent donc des agrégations de hyphés; mais ces corps mycéliques, par opposition à ceux du mycélium ordinaire, ont toujours une structure spéciale et constante.

1° *Mycéliums nématoïdes persistants.*

§ 10. On doit ranger ici comme forme la plus simple de cette catégorie, les *mycéliums nématoïdes à parois minces qui suspendent leur végétation pendant un certain temps.*

Comme exemples, nous citerons ceux de plusieurs espèces, telles que *Panus stypticus*, *Lenzites*, *Lentinus* (*pro parte*), *Collybia velutipes*, *Schizophyllum*, etc., qui paraissent au moins être complètement inactifs pendant les temps de grande sécheresse et de froid, et qui, à l'instar de celui du *Merulius lacrymans* (1), reprennent vie, quand certains degrés de chaleur et surtout d'humidité, variables au reste avec l'espèce, leur fournissent les conditions nécessaires à leur végétation.

Les observations que j'ai faites sur les mycéliums des *Tricholoma terreum*, *albo-brunneum*, *Clitocybe ampla*, *Lepiota procera* et plusieurs Cortinaires me font supposer ce mode d'hibernation pour beaucoup d'autres espèces d'Agaricinés

(1) Voy. R. Hartig, *loc. cit.*

géophiles, icmadophiles et parasites, ce qui n'exclut pas, ici non plus, la possibilité que ces espèces passent la mauvaise saison encore sous forme de spore.

§ 11. Un phénomène frappant, très propre à se représenter le fonctionnement biologique de cette sorte de mycélium, est celui des cercles de Champignons. Cette disposition, qui a donné naissance dans les campagnes à tant de croyances superstitieuses, et dans le monde savant à tant d'explications erronées (1), est due, comme on le sait depuis les recherches de de Bary, à l'accroissement centrifuge des mycéliums. Ceux de plusieurs espèces poussent chaque année en rayonnant autour du point où ils ont pris naissance, et, après avoir végété un certain temps, produisent les carpophores à égale distance de celui-ci. Il en résulte que ces derniers se trouvent disposés sur la périphérie d'un cercle qui a pour centre le point de départ primitif du mycélium.

Celui des espèces présentant cette disposition étant annuel, les parties anciennes du mycélium situées à l'intérieur du cercle ont généralement déjà péri lorsqu'on aperçoit celui-ci.

Quant à la raison pour laquelle le mycélium continue à croître en sens centrifugal, elle doit être probablement cherchée dans le fait que c'est dans ce sens qu'il trouve un terrain non encore épuisé et qu'il prospère le mieux.

Les cercles de Champignons sont une démonstration *ad oculos* de la propriété que possède le mycélium nématoïde ordinaire de fonctionner comme mycélium persistant. En effet, ces derniers ne végétant le plus souvent qu'à peu de centimètres de la surface du sol, leur végétation doit être nécessairement arrêtée, lorsque le soleil vient durcir celui-ci.

L'accroissement en diamètre de ces cercles est indéfini, au moins théoriquement, mais on ne les voit guère surpasser de certaines dimensions que dans des terrains très homogènes. Mac Ovan a constaté dans le sud de l'Afrique des cercles du

(1) Voy. par exemple celle de Bonorden, *Handbuch der allgemeinen Mykologie*. Stuttgart, 1864, p. 15.

Tricholoma Carorum qui mesuraient jusqu'à 20 mètres de diamètre (1).

La production des carpophores peut même manquer de certaines années, comme l'ont fait déjà observer Max Schulzer (2) et Patouillard (3). J'ai observé pour ma part maintes fois ce fait, dont je vais citer l'instructif exemple suivant :

En octobre 1879, je trouvai dans un bois de sapins des environs de Bex (Suisse), un cercle d'*Agaricus cartilaginis* que j'omis malheureusement de mesurer, mais que j'ai estimé plus tard avoir eu environ 2^{m},5 à 3 mètres de diamètre. L'année suivante, je ne trouvai au même endroit que quelques carpophores disséminés de la même espèce. En 1881, je n'en trouvai pas un seul à ladite place, quoique le Champignon ait crû assez abondamment dans d'autres parties du même bois. Au commencement d'octobre 1882, je rencontrai au même lieu le plus grand cercle de Champignons que j'aie observé jusqu'ici : il mesurait environ 10 mètres de diamètre !

Cet exemple permet de se faire une idée de l'accroissement annuel d'un tel mycélium (il a été dans ce cas de 1^{m},16), et démontre, en effet, que la production des carpophores peut manquer de certaines années.

Lorsque le terrain n'est pas très homogène, ou n'est pas partout d'une égale humidité, une foule de causes tendent à empêcher la formation de ces cercles de carpophores, qui, on le conçoit, doivent se produire d'autant plus rarement chez une espèce que son mycélium est plus sensible aux agents extérieurs.

Cela explique pourquoi on trouve rarement de certaines espèces croissant en cercles. Il m'est arrivé cependant de trouver dans une vallée des Alpes piémontaises une quantité de beaux cercles des *Dermocybe anthracina*, *Telamonia hinnulca*,

(1) Kalkbrenner, *Fungi Macoviani*. Grevillea, 1880-1881.

(2) Max Schulzer von Müggenburg, dans son travail intitulé : *Die heutige Gattung Agaricus* (*Oesterr. Bot. Zeitschrift*, 1882).

(3) Patouillard, *Les Hyménomycètes d'Europe*. Paris, 1887, p. 22.

Phlegmacium variicolor, *Marasmius oreades*, réunis dans un même endroit.

§ 12. A la catégorie des mycéliums qui nous occupe, appartiennent des agglomérations particulières de mycélium, que nous nommerons *concrétions mycéliques*. Comme ce nom l'indique, il s'agit de pelotes de mycélium, plus ou moins considérables, de forme irrégulière il est vrai, mais cependant définie.

Elles se forment en général assez profond dans la terre, et sont constituées, pour autant qu'on le sache, de hyphés ordinaires, à qui sont mélangées des particules de bois, de terre et d'autres corps étrangers.

Ce dernier caractère, assurément important, empêche de les considérer comme de vrais sclérotes.

Ces mycéliums appartiennent surtout à des Champignons habitant les pays chauds. La célèbre *Pietrafungaja*, sur laquelle on a déjà tant écrit (1) et qui, comme l'on sait, n'est qu'une concrétion minérale farcie par le mycélium du *Polyporus tuberaster* Sag., est un exemple, peu typique il est vrai, d'une production européenne semblable.

Les Agaricinés remarquables sous ce rapport sont surtout le *Marasmius globigenus* Fr. (Santa-Cruz) (2), le *Marasmius bellus* Berkl. (Rio Negro) et les *Lentinus omphalomorphus* Mont. et Bert. (3), *L. descendens* Fr. et *L. princeps* de la côte de Guinée ainsi que le *L. Tuber-Regium* Rumpf des îles de la Sonde.

Fries, qui rassembla ces *Lentinus* dans une section spéciale *Scleroma*, dit d'eux expressément : *mycelio terram in massam informam conglobante*.

Il se peut cependant que le mycélium du *Tricholoma coalescens* Viv. (4) (qui forme un très gros tubercule, d'où

(1) Voy. déjà Secondat, *Observations sur des Champignons qui paraissent tirer leur origine d'une pierre*. Paris, 1785.

(2) E. Fries, *Novæ symbolæ mycologicæ*, 1851, fasc. I, p. 19.

(3) Montagne, *Sylloge generum specierumque Cryptogamarum*, etc. Parisiis, 1856, nº 449.

(4) Viviani, *Funghi d'Italia*, tab. 16, fig. 1-3.

« *Da una massa informa bianca sorge questo Fungo.* »

surgissent en grand nombre les carpophores de cette espèce) appartienne aussi aux concrétions mycéliques, comme aussi ceux semblables du *Pilosace Bresadolæ* Schulz. (Esclavonie) et du *Cantharellus* (?) *floccopus* Schw. (Caroline, Amérique septentrionale).

§ 13. Comme il n'existe probablement pas d'opposition bien marquée entre les concrétions mycéliques dont nous venons de parler et les feutres de mycélium primaire, il est bon de n'employer le terme de concrétion mycélique que pour désigner celles qui fonctionnent comme mycélium persistant, et qui ont en outre une forme plus ou moins définie. On ne pourrait donc pas appliquer ce nom aux amas de mycélium souvent très considérables de certaines espèces, telles que le *Marasmius peronatus* Bolt. et *confluens* Pers., que l'on rencontre fréquemment dans les forêts de Hêtres humides, et qui agglomèrent la fane souvent en gros paquets.

§ 14. Une autre forme de mycélium nématoïde persistant, que l'on peut appeler *sclérotique*, se distingue par la membrane sclérotisée de ses éléments.

Cette forme, que personne ne paraît avoir remarquée jusqu'ici, est probablement très répandue, car je l'ai constatée au pied d'un grand nombre de carpophores d'Hyménomycètes et d'Agarics en particulier. Je ne suis cependant parvenu à m'assurer de la continuité organique desdits hyphés avec ceux du carpophore que chez trois espèces : les *Entoloma prunuloides* Fr., *adstringens* Pers. et chez le petit *Mycena tenerrima* Berkl.

Ces mycéliums, dont j'ignore le mode de formation, sont composés de gros hyphés à parois épaisses et sclérotiques, d'un brun noir, lisses ou (*Entoloma prunuloides*) incrustées de petites particules cristallines (oxalate calcique?).

Leur diamètre est triple de celui des hyphés du mycélium primaire auxquels ils donnent naissance.

Les parois des hyphés de ce mycélium s'épaississent beaucoup pendant la période de repos végétatif, mais redeviennent minces surtout près des points où surgissent les

nouveaux hyphés lorsque l'activité mycélique se réveille.

Ce fait démontre que l'épaississement extraordinaire des parois cellulaires dudit mycélium est constitué précisément par les matériaux de réserve accumulés dans son intérieur. Ce fait, plutôt extraordinaire, rappelle l'épaississement automnal calleux des plaques cribreuses.

Le mycélium nématoïde ordinaire qui produit les carpophores prend naissance chez ces espèces, comme je l'ai dit plus haut, sous forme de hyphés toujours incolores, sur ceux du mycélium persistant sclérotique.

2° *Mycéliums spartoïdes persistants.*

§ 15. Tous les cordons myréliques appartenant à cette catégorie sont composés de deux parties distinctes :

1° D'une *écorce* périphérique protectrice. Ses hyphés sont plus rapprochés et plus solidaires les uns des autres ; leur membrane reste tendre, ou ils sont sclérotisés ;

2° D'une partie interne nommée *moelle*, recouverte entièrement par l'écorce.

On peut donc distinguer ces myréliums d'après leur écorce en deux catégories : la première comprend les myréliums à écorce non sclérotisée, la seconde ceux à écorce dure.

a. CORDONS MYCÉLIQUES A ÉCORCE NON SCLÉROTISÉE.

§ 16. On ne connaît jusqu'ici chez les Agaricinés qu'un seul mycélium appartenant d'une manière certaine à ce groupe. C'est celui du *Tricholoma platyphyllum* Fr., var. *repens* Secretan. Quant à ceux des *Psalliota arvensis* Fr., *Hypholoma cyanescens*, *Pholiota præcox*, *Mycena rhœborhiza* et *M. metata*, ainsi que beaucoup d'autres qui paraissent y appartenir également, il est possible qu'ils ne soient que des produits temporaires du mycélium ordinaire, comme cela est connu pour les *Coprinus fimetarius*, *C. cinereus*, var. B., etc.

Les cordons mycéliques de l'Agaric *platyphyllus* (var. *repens*)

Fr. (1) constituent la *Rhizomorpha xylostroma* d'Acharius. Ils mesurent de 1 à 2 mètres de long sur une épaisseur de 2 millimètres environ. Leur couleur est d'un blanc laiteux mat ; ils sont souples et passablement tenaces. On les trouve à quelques centimètres de profondeur, dans les terrains meubles des bois d'Épicéas et de Hêtres. De Bary a communiqué dans ses *Pilze* (2) le résultat de l'analyse microscopique d'exemplaires que je lui remis.

L'écorce de ces cordons est constituée par de fins hyphés densément entrelacés et parallèles à l'axe de ceux-ci. Quelques-uns d'entre eux émergent sous forme de poils à la surface et y forment un chevelu court et rare.

Dans la moelle, à l'exception de quelques éléments qui ressemblent à ceux de l'écorce, les hyphés sont en général beaucoup plus gros, ondulés et à membrane épaissie. Leurs cloisons présentent souvent des ponctuations remarquables. Quant aux méats intercellulaires, ils sont remplis par un mucilage incolore.

Les cordons mycéliques des autres espèces mentionnées ci-dessus sont, quoique plus petits, bâtis sur le même type, si l'on fait abstraction de quelques particularités spécifiques dont je ne relèverai ici que les plus saillantes :

Chez le *Mycena rhæborhiza*, les hyphés de la moelle sont disposés plus régulièrement ; chez le *Psalliota arvensis* et le *Pholiota præcox*, les hyphés sont caractérisés par leur membrane plus gonflée et subgélatineuse, ce qui explique leur consistance encore plus souple. On rencontre en outre, dans la moelle du mycélium spartoïde de plusieurs individus de ces espèces, des hyphés pleins d'une substance oléagineuse, réfringente, soluble dans l'ammoniaque et l'éther, et qui ne présente pas les réactions du glycogène. Dans l'écorce ces hyphés sont plus rares et de la taille des éléments de cette région. Le

(1) E. Fries, *Icones selectæ Hymenomycetum nondum delineatorum*, I, tab. 61.

(2) De Bary, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien*. Leipzig, 1884, p. 23-24.

développement et la formation de ces cordons mycéliques sont encore inconnus.

Il est possible que les cordons mycéliques des *Omphalia macilenta* Fr., *Clitocybe rigidata* Karst. (1), *Hygrophorus semigilvus* Fr. (2), *Tricholoma militare* Lasch., *Collybia trochilus* Lasch., et d'une foule d'autres dont on ne connaît pas la structure appartiennent à cette catégorie. Quant à ceux du *Mycena metata*, mentionnés par de Bary, il se peut qu'ils appartiennent au mycélium ordinaire, ou même au mycélium secondaire, souvent très développé chez les Mycènes. Je n'en ai jamais trouvé chez cette espèce, mais la présence de ces cordons mycéliques est au reste très inconstante.

b. CORDONS MYCÉLIQUES A ÉCORCE SCLÉROTISÉE

§ 17. Comme type de cette catégorie nous prendrons le cordons mycéliques de l'*Armillaria mellea* Vahl.

Ils sont si bien connus par les travaux de J. Schmitz (3), de Bary (4), R. Hartig (5) et de Brefeld (6), que je puis me limiter ici à une description sommaire de leur structure.

Ils se développent, ou bien directement du mycélium ordinaire peu après sa formation, ou bien comme rameaux adventifs d'un mycélium persistant ancien. D'après mes observations, ils peuvent même prendre naissance de vieux carpophores déjà en grande partie pourris. Ils appartiennent dans ce cas au mycélium secondaire.

Lorsqu'ils ont atteint leur entier développement, ils sont composés des parties suivantes : 1° d'une couche corticale (écorce) composée de plusieurs couches (douze et plus) de

(1) Hedwigia, 1883, p. 77.

(2) Voy. Secretan, *Mycographie suisse*. Genève, 1833, n° 771.

(3) Schmitz, *Ueber den Bau... der Rhizomorpha fragilis. Linnea*, 1843, p. 478, tab. 16, § 17.

(4) De Bary, *Pilze*, 1re édit., p. 23, etc.

(5) R. Hartig, *Wichtige Krankheiten der Waldbaüme*. Berlin, 1872, p. 12, tab. 1-2.

(6) Brefeld, *loc. cit.*, III, 136, tab. 10 et 11.

longs hyphés parallèles et serrés, agglutinés ensemble. Ils sclérotisent plus tard leur membrane et deviennent brun noir; 2° d'une couche épicorticale, formée par un chevelu feutré semi-gélatineux, qui disparaît lorsque l'écorce s'est sclérotisée; 3° D'une couche médullaire centrale. Cette dernière se forme secondairement de la manière suivante : le développement tangentiel de l'écorce des cordons mycéliques en question est la cause qu'il se forme, dans leur intérieur, à un certain point de leur développement, une cavité centrale; celle-ci commence un peu en dessous du point de végétation apical et s'étend promptement en arrière, mais elle ne tarde pas à être entièrement remplie par de fins rameaux des cellules pariétales. Ce sont eux qui constituent le tissu médullaire des cordons mycéliques à leur état de complet développement.

C'est à R. Hartig que revient le mérite d'avoir démontré le premier que les *Rhizomorpha subcorticalis* et *subterranea* Pers. ne sont que deux formes du mycélium de l'*Agaricus melleus*. La seconde de ces formes est un peu plus mince que la première ; on trouve du reste surtout de la *R. corticalis* une foule de formes qui sont souvent, pour ainsi dire, moulées par le substratum.

Le développement des cordons mycéliques que nous allons indiquer est encore inconnu, mais il est probable qu'il est plus simple.

Ceux du *Marasmius androsaceus* L. (*Rhizoctonia setiformis* Roth.), du *M. Rotula* Scop. et de l'*Omphalia campanella* Pers. (ces deux dernières formes sont nouvelles) offrent tous la structure suivante : 1° une écorce lisse, composée d'une ou de quelques couches de hyphés à parois épaissies et sclérotiques; 2° une moelle centrale composée de hyphés ordinaires formant un tissu très lâche. Tous ces éléments, surtout ceux de l'écorce, sont régulièrement disposés parallèlement à l'axe du cordon.

Ceux de l'*Omphalia campanella* Pers. ont la structure la plus simple. Ils sont fort ténus (un demi ou un tiers de millimètre d'épaisseur), composés d'une seule sorte de gros hyphés

(quatre à cinq μ de diamètre) si l'on ne tient pas compte de la sclérose de ceux situés à la périphérie qui les rend plus rigides et les colore en brun marron. La moelle de ces cordons ne se détruit pas avec l'âge, comme cela a lieu chez ceux des deux autres espèces nommées ci-dessus.

L'écorce des cordons mycéliques de ces derniers est composée d'éléments plus fins que ceux de la moelle et exclusivement colorés (en noir). Je ne connais *de visu* aucune autre espèce de mycélium appartenant à cette catégorie, mais il est probable que les rhizomorphes des *Marasmius trichorhizus* Spegaz. (Brésil), *M. equicrinis* Mont. (Australie) et quelques autres encore prennent place ici.

3° *Myvéliums persistants tuberculeux.*

§ 18. Ces formations mycéliques, qui affectent la forme de tubercules ou de rhizomes, avaient été autrefois, comme l'on sait, rangées par Persoon dans un genre spécial qu'il nomma *Sclerotium;* d'où le nom de *sclérote* par lequel on les désigne aujourd'hui (1).

Ce que j'ai dit des myséliums persistants en général me dispense de donner ici une caractéristique sommaire des sclérotes; par contre, il est nécessaire de relever les particularités suivantes, qu'ils offrent, et qui sont caractéristiques : 1° ces derniers sont composés, comme les cordons mycéliques, d'une *écorce* périphérique et d'une *moelle* centrale, mais la structure de ces parties présente le plus souvent une structure pseudo-parenchymatique qu'on ne rencontre nulle part chez les mycéliums spartoïdes; 2° les sclérotes ne contiennent jamais de corps étrangers; ce caractère, comme nous l'avons vu, les distingue nettement des *concrétions mycéliques;* 3° tous les sclérotes mûrs sont très caractérisés par la densité extrême de leur tissu, qui n'admet le plus sou-

(1) Voy. surtout Léveillé, *Mémoire sur les Sclerotium* (*Ann. sc. nat.*, sér. II, 1843, p. 227).

vent que de rares espaces intercellulaires, et encore ces derniers sont-ils fort petits et remplis d'une substance mucilagineuse dense, nommée substance intercellulaire, par de Bary.

§ 19. Une revision des sclérotiums actuellement connus nous montre qu'ils sont éloignés de posséder une structure identique en principe. On peut en distinguer trois types, dont deux (*b* et *c*) ont déjà été reconnus par de Bary :

a. Les *tubercules mycéliques*, soit ceux chez lesquels on peut opposer à leur base morphologique, à l'état parfait, une ou plusieurs pointes, d'où poussent exclusivement les stipes des carpophores lors de la germination ;

b. Les *exosclérotes*, qui n'ont pas de pointe opposable à leur base morphologique, souvent encore reconnaissable (le « hile » des auteurs), et chez qui toute cellule ou groupe cellulaire cortical est susceptible de produire de nouveaux carpophores. La formation de ces derniers est donc *exogène*, car la moelle n'y participe en aucune façon ;

c. Les *endosclérotes* enfin, qui sont dépourvus de hile, et chez lesquels le tissu médullaire est directement actif lors de la production des carpophores. Ces derniers, dans ce cas, ont, par conséquent, une genèse *endogène*.

Les sclérotes des deux premières catégories appartiennent presque sans exception (1) à des Hyménomycètes; ceux du groupe *c*, par contre, à des Ascomycètes ou à des non-Agaricinés (*Typhulæ* spec.) (2).

a. TUBERCULES MYCÉLIQUES.

§ 20. Ils constituent le passage naturel entre les cordons mycéliques et les types de sclérotes suivants.

Je prendrai pour exemple le seul sclérote que je connaisse

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 14.

(2) V. Fayod, *Notes sur quelques Champignons nouveaux ou peu connus* (*Ann. des sc. nat.*, sér. VII, t. II, p. 36, tab. 3).

exactement de cette catégorie, soit celui de l'*Ag. tuberosus* Bull. (1).

Tode l'avait nommé *Acrospermum pyramidale* et exprimé par là exactement les traits caractéristiques de ce tubercule mycélique.

Cette espèce croît, comme l'on sait, fréquemment dans l'Europe centrale sur divers *Russula* (2) d'après Bulliard; aussi sur d'autres Agaricinés, par exemple, l'*A. fusipes*, etc.

Les sclérotes se trouvent sur les exemplaires pourris de ces Champignons qui ont séjourné dans les endroits humides. Ceux que l'on trouve en terre (ce qui n'est pas rare) n'y ont très probablement pas pris naissance, mais ont été ensevelis par les pluies, les vers, etc. Leur forme est celle d'une poire ou plutôt d'un pinceau; ils sont attachés au substratum par leur gros bout, et mesurent environ 3 à 8 millimètres de long. Dans la jeunesse, ils sont blancs et sécrètent surtout près de la pointe de grosses gouttes de liquide; ils ne tardent pas, cependant, à devenir d'un brun ferrugineux, en passant par toutes les nuances de la couleur chair, à mesure que la sclérose des éléments de l'écorce progresse acropétalement.

Les premiers stades de ce sclérote sont semblables, en principe, à ceux d'autres primordiums mycéliques; les hyphés sont seulement ici très fins, tous semblables entre eux, et d'autant plus densément entrelacés qu'ils sont plus au centre du peloton. Ceux de la périphérie sont d'abord très lâches, mais ils ne tardent pas à former un tissu plus dense par l'adjonction de nouveaux rameaux. Le sclérote devient alors d'un blanc un peu plus jaunâtre, de blanc pur qu'il était. Enfin, dans les stades suivants, la couche superficielle du sclérote est devenue plus dense que son centre. Quoique les éléments du sclérote soient très irrégulièrement entrelacés, on peut cependant s'assurer, en comparant deux fines coupes, l'une longitudinale médiane et l'autre transversale, que leur

(1) Bulliard, *Champignons de la France*, tab. 256.
(2) Tode, *Fungi mecklemburgenses selecti*. Luneburgi, 1789-91.

direction générale est celle des poils du pinceau auquel je l'ai comparé.

Les méats intercellulaires, qui sont, comme nous l'avons dit, très nombreux au commencement, disparaissent peu à peu; dans les sclérotes mûrs, ils sont réduits à un minimum, et, le plus souvent encore, remplis par une substance gélatineuse dense (substance intercellulaire de de Bary).

Cette structure rend compte pourquoi le sclérote ne germe jamais qu'à sa pointe (il n'est que très rarement ramifié).

Les tubercules mycéliques doivent être considérés, par conséquent, comme des cordons mycéliques raccourcis. Ils peuvent fort bien être comparés aux tubercules à point végétatif apical de certaines Phanérogames (par exemple, *Orchis*, *Ficaria*, etc.).

Plusieurs autres tubercules mycéliques en forme de rhizomes paraissent appartenir à cette catégorie : tels sont ceux de l'*Ag. dehiscens* Viv. (1), *Collybia ramosa* Bull. (2), *Ag. stolonifer* Jungh., *Marasmius fusipes* Bull. (3), *M. sclerotipes* Bresad, *Mar. sclerophorus* Lév. (Java), *Lepiota Barbeyi* B., de l'Australie et d'autres encore.

Leur structure et leur développement sont encore entièrement inconnus.

b. EXOSCLÉROTES.

§ 21. Les espèces suivantes sont les seules de cette catégorie (appartenant à des Agarics) dont on connaisse exactement la structure :

Sclerotium stercorarium (*Coprinus stercorarius* Fr.);

(1) Viviani, *Funghi d'Italia*, tab. 59.

(2) Bulliard, *loc. cit.*, pl. 102.

(3) Léveillé, dans son *Mémoire sur les sclérotes* (déjà cité), en indique un pour cette espèce, ce qui fut ensuite répété par Bonorden (*Bot. Zeitg.*, 1858). Je n'ai cependant jamais trouvé autre chose chez cette espèce qu'un cordon mycélique noir, prismatique et très épais, qui s'était formé par la suture, plus rarement par la fusion, de la base de plusieurs carpophores. On rencontre fréquemment des formations semblables chez d'autres espèces cespiteuses

Sclerotium lacunosum (*Collybia racemosa* Pers.);
Sclerotium fungorum (*Collybia cirrhata* Pers.).

Ces sclérotes sont composés, eux aussi, d'une écorce et d'une moelle, mais les hyphés qui les composent perdent souvent leur forme typique pour prendre la forme cellulaire.

La *moelle* ne présente ici aucune particularité générale saillante, tout au plus la forme de ses éléments modifie-t-elle un peu l'aspect du tissu. Chez le *Scl. stercorarium* au moins, la moelle est un pseudo-parenchyme fort dense, dont les cellules, comme cela a lieu en général chez ces sclérotes, sont bondées de protoplasme et de matériaux de réserve (principalement du glycogène) (1).

L'*écorce*, partout pseudo-parenchymatique, est généralement composée de cellules plus petites que celles de la moelle. On y distingue souvent deux couches : l'extérieure est caractérisée par la sclérose de ses éléments, qui leur donne le plus souvent un aspect carbonisé; ceux de la couche sous-jacente, par contre, conservent l'aspect des hyphés ordinaires.

On peut employer, pour désigner ces deux couches sans créer de néologismes, les expressions qui nous serviront à désigner plus tard celles de la cuticule, soit appeler l'extérieure *cuticule* et la couche sous-jacente *hypoderme*. Cette dernière, qui est très développée et polystrate, par exemple, chez le *Sclerotium fungorum*, n'est ordinairement pas franchement limitée ni du côté de la moelle (sauf chez le *Sclerot. fungorum*), ni du côté de la cuticule, si l'on ne tient pas compte de la sclérose des éléments de cette dernière, qui est monostrate chez les trois espèces de sclérotes mentionnées.

Quant aux détails de structure, chacune de ces dernières présente des particularités spécifiques, dont nous ne ferons ici qu'une revue abrégée.

lorsqu'elles croissent en travers de fentes de troncs d'arbres, etc. Elles sont connues par exemple chez le *Collybia velutipes* (voy. la fig. de Bolton. Fungusses, tab. 148), le *Mycena galericulata* et formes voisines. On doit se garder de les confondre avec les pseudorhizes, qui appartiennent au bulbe et non au stipe.

(1) L. Errera, *loc. cit.*, p. 5.

Le *Sclerotium stercorarium*, bien connu par les recherches de Brefeld et de de Bary, est caractérisé par les grosses cellules polyédriques à paroi mince de la moelle, dont nous avons déjà parlé, tandis que chez le *Sclerot. lacunosum* les éléments ont encore conservé la forme de hyphés plus ou moins courts.

Ce sclérote rare, que nous trouvâmes en 1883, dans les environs de Stuttgart, sur des exemplaires pourris du *Lactarius chloroides* Krblz., a une structure presque absolument semblable à celle bien connue du sclérotium du *Sclerotinia sclerotiorum* (1). On remarque cependant çà et là, dans son intérieur, des dépôts intercellulaires d'une substance noire (oléagineuse?) qui se trouvent précisément au-dessous des points foncés de la surface, soit ceux d'où surgissaient, dans la jeunesse du sclérote, les gouttes de liquide qu'il sécrétait, comme cela a lieu chez plusieurs autres espèces (2).

Ces dépôts semblent, par conséquent, indiquer que le liquide qui s'accumule par gouttes sur le sclérote est excrété déjà dans l'intérieur de celui-ci, c'est-à-dire qu'il n'arrive pas à la surface par diosmose de cellule à cellule, mais qu'il chemine entre celles-ci jusqu'à la surface.

Le *Sclerotium fungorum* est irrégulier, brun jaunâtre, et mesure jusqu'à 5 millimètres de diamètre. Il possède, d'après nos observations (faites sur des exemplaires secs que nous recueillîmes autrefois en Alsace), une écorce fort épaisse, composée des grosses cellules mentionnées plus haut, et une moelle hétéromorphe, composée de grosses cellules isodiamétriques mélangées à des hyphés typiques, une structure en somme fort semblable à celle du bulbe des Amanites connues actuellement.

§ 22. La *germination* des exosclérotes a été étudiée surtout par Brefeld sur le *Sclerotium stercorarium*.

D'après cet auteur, chaque cellule de l'écorce serait capable

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 33, fig. 14.
(2) V. Fayod, *loc. cit.*, p. 44.

de germer, c'est-à-dire de pousser et de reproduire un carpophore par la ramification du tube germinatif.

Cela peut être exact pour le *Sclerotium stercorarium;* mais, chez le *Sclerot. lacunosum*, plusieurs cellules participent certainement à ce phénomène.

Il se forme d'abord un petit peloton conique de hyphés, qui produit de bonne heure de minces cordons de mycélium secondaire. Ces derniers s'étendent alors en rayonnant autour du primordium, et se soudent par leurs extrémités aux cellules environnantes. Ce dernier se trouve ainsi fixé à la surface du sclérote par un grand nombre de câbles tendus, qui s'ancrent par leur extrémité à la cuticule du sclérote. Le peu de matériel d'étude que je possédais ne me permit pas de rechercher s'il s'agit ici d'un simple contact ou vraiment d'une suture ou même d'un fusionnement des cellules en question. Quant au développement ultérieur du carpophore, il convient de le considérer plus tard en même temps que d'autres faits du même genre (§ 55).

J'ai trouvé le *Collybia cirrhata* Pers. lié au *Sclerotium fungorum* au moyen d'un cordon mycélique de 0,5 à 2 centimètres de long, qui devait peut-être sa formation à ce que les sclérotes étaient ensevelis dans la terre. Ce cordon était composé de fins hyphés très densément entrelacés au centre, où ils formaient comme un axe distinct, et très lâches à la périphérie.

§ 23. On a décrit encore un assez grand nombre de sclérotes, mais leur structure est malheureusement restée inconnue. Voici les principaux :

Volvaria volvacea (*Sclerotium mycetospora* Nees v. Esemb); *Naucoria arvalis* Fr.; *Tricholoma grossum* Lév. (1); *Mycena tuberigena* B. (2); *Coprinus niveus* Fr. (3); *Marasmius Buxi*

(1) Léveillé, *Ann. sc. nat.*, 1843, tab. 20.

(2) Cette espèce australienne me paraît être pour le moins très proche parente du *Collybia racemosa*. Voy. au reste *Journ. of Linn. Soc.*, vol. XIII, p. 156.

(3) Errera, *loc. cit.*

Vitt.; *Marasmius Hudsoni* Pers., *M. sclerophorus* Lév. (Java).

Quant aux *Sclerotium Pachyma cocos* Alb. et Schw. et *S. stipitatum* B., il reste à savoir s'ils appartiennent à des Agarics.

Ce dernier, qui croît en Chine et dans l'Inde, où on le mange, paraît-il (*Melytta* des naturels, *Tchou-Ling* des Chinois), a, dit-on, une structure spongieuse, ce qui l'éloignerait, par conséquent, des sclérotes typiques. Quant au *Pachyma cocos*, si l'on en croit Berkeley, ce ne serait pas un Champignon. Il ne me paraît cependant pas impossible qu'on ait confondu diverses productions sous un même nom, car plusieurs naturalistes ont parlé de tubercules fongiques alimentaires croissant dans l'extrême Orient, et d'après Handbury (selon Luerssen, *Pharmaceutische Botanik*, II, 396), le *Pachyma cocos* en serait une qui croîtrait sur les racines des Conifères. Qui sait s'il n'y a pas lieu de rapprocher ce sclérote avec un Agaric très estimé au Japon, où on le nomme « Matsulake », et qui, d'après Henkel et Hochstetter (*Synopsis der Nadelhölzer*, 1865, p. 32), croît sur les racines du *Pinus dentiflora* Sieb. et Succ. ?

B. LE MYCÉLIUM SECONDAIRE.

§ 24. Toutes choses égales d'ailleurs, il paraît évident, dès l'abord, que le volume de chaque plante doit être en corrélation avec sa surface d'assimilation (ce dernier terme étant employé dans son acception la plus étendue), et que, par conséquent, une augmentation de volume doit déterminer aussi une augmentation de cette dernière.

Cette considération s'applique surtout aux Champignons qui, comme l'on sait, puisent et peut-être élaborent leur nourriture uniquement au moyen de leur mycélium.

Telle est peut-être la cause de la production d'un mycélium supplémentaire qui se forme à la base du carpophore de beaucoup d'espèces, surtout celles dont l'organisation n'est pas très élevée.

C'est ce mycélium que j'ai appelé plus haut *secondaire*. Il est aux Champignons ce que les rhizoïdes (1) sont aux Muscinés.

Excepté les gonidies qui s'y forment quelquefois, et dont nous parlerons dans un autre chapitre, ce mycélium ne présente aucune particularité morphologique digne d'être mentionnée, si ce n'est que ses hyphés sont fréquemment noueux à leur extrémité et incrustés de particules du substratum, exactement comme les poils radicaux des plantes supérieures. Ces derniers peuvent également, comme ceux du mycélium ordinaire, s'agglutiner en mèches, en cordons, etc., et même pénétrer en parasite à l'intérieur des cellules de leurs hôtes (plusieurs espèces bryophiles, par exemple *Laccaria amethystina* et beaucoup de Mycènes).

Le mycélium secondaire appartient à la catégorie des *Trichomes*, attendu qu'il surgit de la couche de hyphés superficielle de la base du stipe ou rarement des couches immédiatement sous-jacentes. Chez plusieurs espèces à stipe velu, telles que les *Marasmius peronatus*, *urens*, *oreades*, *androsaceus*, etc., on peut même observer toutes les formes intermédiaires entre les poils du stipe et les hyphés typiques de mycélium secondaire.

L'analogie de ces derniers avec les poils radicaux s'étend même à des particularités physiologiques : comme chez ces derniers, la formation du mycélium secondaire paraît dépendre surtout de l'humidité du milieu et être en corrélation avec l'intensité de l'accroissement, en un mot obéir aux lois formulées par F. Schwarz, pour la formation du chevelu des racines dans son intéressant travail sur cette matière (2).

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, Paris, 1884, p. 1224. Il est très remarquable que chez les Muscinés les rhizoïdes ne puissent pas être davantage séparés du protonéma qu'ici, chez les Champignons, le mycélium secondaire du mycélium primaire. Voy. aussi ce que dit Goebel, *Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie*, Leipzig, 1882, p. 187, sur les rhizoïdes.

(2) Frank Schwarz, *Die Wurzelhaare der Pflanzen* (*Unters. aus dem bot. Institut zu Tübingen*, 1883, I, p. 155).

Il est facile de constater, par exemple, que les *Omphalia hydrogramma*, les *Marasmius* et les *Mycena* les plus guêtrés — en systématique on nomme guêtré (*peronatus*) un stipe dont la base est revêtue d'un feutre mycélique — sont précisément ceux qui ont crû dans des endroits médiocrement humides. — Il est bon de ne pas oublier ce fait dans l'appréciation de la valeur de certains caractères.

Le mycélium secondaire n'est pas nécessairement un mycélium éphémère : nous avons déjà vu que les cordons mycéliques persistants de l'*Armillaria mellea* pouvaient dans certains cas appartenir au mycélium qui nous occupe ici.

En général, cependant, il est éphémère, et présente les caractères du mycélium ordinaire. On le rencontre chez une foule d'Agaricinés et d'autres Champignons. Chez beaucoup de *Mycena*, ce mycélium forme dans la jeunesse une élégante couronne de poils sur la base épaissie du stipe (*bulbe*) qui rappelle celle de poils radicaux qu'on remarque au collet de la racine des plantules de plusieurs espèces d'*Eucalyptus*.

Il est encore incertain si tous les Agaricinés possèdent un mycélium secondaire. Chez certaines espèces de *Russula*, de *Phlemacium*, de *Lactarius* et d'*Amanita*, il paraît être nul ou au moins fort peu développé. Notons que ces espèces se font précisément remarquer, soit par un bulbe spécial, soit par un stipe bulbeux, qui servent tous deux comme une sorte de réservoir, où s'accumulent les matières plastiques dans la période primordiale. On conçoit donc qu'elles aient moins besoin d'un mycélium supplémentaire que les autres.

C. PSEUDORHIZES.

§ 25. On trouve à la base d'exemplaires adultes d'un certain nombre d'Agaricinés un organe radiciforme qu'on prendrait à première vue pour une racine pivotante typique. Comme exemple nous citerons les *Collybia radicata* Rehl., *C. longipes* Bull., *C. pulla* Schaeff., *Tricholoma macrorhizum*, *Pleurotus Ruthea* B., *P. citrinatus* Pers., *Pholiota radicosa* Bull.

Cet organe atteint parfois des dimensions respectables : chez les *Collybia radicata* et *Pholiota radicosa*, il atteint fréquemment une longueur de 10 à 12 centimètres.

Chez d'autres espèces, par exemple le *C. pulla*, il est plus court et prémorsé, comme la racine de certaines Composées, Ombellifères, etc.

On a confondu jusqu'ici cet organe sous le nom de racine avec beaucoup d'autres formations mycéliques hypogées très hétérogènes. Il nous paraît cependant utile de le distinguer et de le désigner par un nom spécial, non seulement pour qu'on puisse bannir plus aisément le mot de racine de la morphologie mycologique, mais encore parce que les particularités des organes en question leur assignent vraiment une place spéciale, et empêchent qu'on puisse les ranger dans les catégories de mycélium que nous avons étudiées jusqu'ici.

Les formations mycéliques que nous désignons par pseudorhizes se distinguent des vraies racines non seulement par le manque naturel de piléorhize et de la structure spécifique de ces organes, mais encore par leur mode de croissance exclusivement intercalaire. Un point de végétation apical, tel qu'il existe, par exemple, dans les cordons mycéliques de l'*Ag. melleus*, ne se rencontre pas ici.

La structure des pseudorhizes est fort simple ; elle diffère en général fort peu de celle du stipe.

Si ce dernier est revêtu d'une écorce, la pseudorhize en a aussi une, au moins esquissée (*Collybia longipes*, *C. radicata*, var. *major*). La surface des pseudorhizes est ordinairement lisse ou pourvue de rares poils mycéliques. Quant à leur structure interne, elle ne diffère pas ou ne différe que peu de celle du stipe ; je ne les ai cependant jamais rencontrées vides, même quand le stipe était fistuleux.

J'ai étudié le mode de développement des pseudorhizes sur le *Collybia radicata*, dont on peut considérer l'organe en question comme typique.

On trouve les jeunes carpophores (2-3 millimètres) ense-

velis jusqu'à 10 centimètres de profondeur dans le sol, et sortant des racines de l'Épica (préobablement aussi du Hètre) dans lesquelles parasite (?) son mycélium. L'examen d'une coupe longitudinale médiane de ceux-ci, montre la base encore bulbeuse du carpophore composée de grosses cellules en forme de tonneau, à qui sont mélangés de fins hyphés filiformes. Ces deux espèces d'éléments sont disposées parallèlement à l'axe longitudinal du primordium. La pseudorhize se forme ensuite, comme le montre l'étude des stades successifs, par multiplication et élongation des cellules de cette région. Les jeunes carpophores sont transportés ainsi passivement jusqu'à la surface du sol, où s'accomplit seulement la grande période de leur développement. On comprend dès lors qu'il puisse exister des pseudorhizes prémorsées.

Des carpophores du *Collybia longipes* (1) que je recueillis en terre sur des racines de Chêne, et qui mesuraient à peine 1 centimètre de hauteur, me permirent au moins de soupçonner un mode de développement semblable pour les pseudorhizes de cette espèce.

Il se peut que les soi-disant « racines » des *Mycena amicta rugosa*, *parabolica*, *polygramma*, *æstiva*, *Psathyra microrhiza*, *Galera antipus* Lasch., etc., etc., appartiennent aussi à la catégorie des pseudorhizes; quant à celles des autres Mycènes, par exemples les *Myc. metata*, *galopoda*, etc., qu'on trouve aussi quelquefois désignées sous le nom de racines, elles n'ont rien à faire avec les pseudorhizes; ce sont des agrégations de mèches et de cordons du mycélium secondaire.

Le stipe de plusieurs espèces (*Agaricus fusipes*, etc.) est aussi atténué en forme de pseudorhize; voyez à ce propos la note 3, § 20, de ce mémoire.

(1) Cette espèce paraît être un parasite exclusif des Chênes et des Châtaigniers, car je ne l'ai jamais trouvée qu'à proximité immédiate de ces deux essences en France, en Suisse, en Allemagne et en Italie.

CHAPITRE II

LE CARPOPHORE.

§ 26. La forme typique, en parasol, d'un carpophore d'Agariciné est connue de tous. On y distingue trois parties principales :

1° Le *stipe* (*stipes*), nommé aussi *pied*, qui s'élève en forme de colonne plus ou moins verticale et supporte le *piléus* par son centre ;

2° Le *piléus* ou *chapeau ;*

Enfin 3° les *feuillets* ou *lamelles* (*lamellæ*) disposées radialement à la partie inférieure de celui-ci, revêtues par l'*hyménium* sporifère.

Nous étudierons ces trois parties séparément, mais avant de procéder à cette étude, il est utile, pour orienter le lecteur, d'indiquer sommairement les formes et les rapports principaux des diverses parties du thalle de l'Agariciné.

§ 27. Remarquons premièrement, que la caractéristique de ce dernier, établie ci-dessus, n'est applicable qu'à un Agariciné typique. Il ne manque pas non plus chez les Champignons qui nous occupent, de formes inférieures et de formes réduites, chez lesquelles une ou plusieurs des parties indiquées subissent des modifications plus ou moins considérables, ou même manquent absolument.

Ainsi le stipe peut être *excentrique*, *latéral* ou même *nul*. Dans ce dernier cas le piléus est dit *sessile* (*pileus sessilis*).

Le *piléus*, qui porte les lamelles, est naturellement moins apte à subir une réduction aussi considérable. Dans certains cas cependant, il est si mince et pouvu d'une *chair* si lâche, qu'il paraît manquer absolument. C'est le cas, par exemple, chez le *Trogia crispa* et le *Schizophyllum commune*.

Bonorden a même considéré, à tort il est vrai, cette dernière espèce comme étant dépourvue de piléus (1).

(1) Bonorden, *Handbuch der allgem. Mycologie*, p. 209.

Les lamelles enfin, généralement nombreuses et à *tranche* aiguë, peuvent dans certains cas se réduire à quelques rides de la couche fructifère de l'*hyménium* (certains *Cantharellus*, etc.).

§ 28. La grandeur des carpophores chez les Agaricinés varie, elle aussi, considérablement, dans de certaines limites.

Comme chez les Phanérogames, on trouve éventuellement des exemplaires nains et des autres géants d'une même espèce.

Au reste, c'est un phénomène très général chez les Champignons que les premiers et les derniers exemplaires qui croissent d'un mycélium sont de taille inférieure à la normale.

On peut appliquer ce que je viens de dire de la taille relative des Agaricinés à leur grandeur absolue. Certaines espèces, telles que l'*Omphalia microscopica* Wirken et le *Galera Sahleri* Quel. (1), mesurent à peine 2-5 millimètres de hauteur ; ils représentent avec quelques autres les nains parmi les Agaricinés, car leur poids ne dépasse guère 1 milligramme. Comparons-les maintenant aux espèces géantes d'Agaricinés, telles que le *Lentinus giganteus* B. (Ceylan), le *L. Sullivantii* Mont. (Ohio, Amér. bor.), le *Tricholoma Caffrorum* Ralker. (Afrique australe), le *Panus Urnula* (Hongrie) et le *Psalliota robustissima* Pan. (2), dont les piléus atteignent de 20 à 50 centimètres de diamètre et dont le stipe atteint quelquefois (*Lepiota procera* Scop.), plus de 35 centimètres de hauteur, et nous aurons une idée de la latitude de dimensions que l'on rencontre chez ces Cryptogames.

Ce sont, avec le *Lycoperdon horrendum* (Crimée) (3) et le *Peziza cacabus* (Java) (4), les plus grands Thallophytes géophiles.

(1) Quelet, *Champignons du Jura et des Vosges*, tab. 23, fig. 4.

(2) F. Panizzi, *Degli Imenomyceti che crescono nel circondario di San-Remo* (*Commentario de la Soc. crittogam. italiana*, n° 3, sept. 1862). Il est regrettable que cette forme, très remarquable et bien caractérisée, ne soit pas mentionnée dans le *Sylloge fungorum*. Elle est assez fréquente dans les Apennins liguriens.

(3) Léveillé, art. LYCOPERDON, du *Dict. d'Hist. nat.* d'Orbigny.

(4) *Idem*, art. PEZIZA, p. 690.

§ 29. La structure des tissus des Agaricinés est aussi très variable, cependant pas à tel point qu'elle ne soit pas caractéristique pour les espèces et qu'elle ne puisse être employée comme caractère systématique. En effet, quoique surtout l'humidité du milieu modifie souvent passablement la densité des tissus des Agarics, on reconnaît cependant toujours le plan de structure, et nous verrons plus loin qu'il en existe une quantité assez considérable qui sont caractéristiques en partie pour des genres, en partie pour des groupes d'espèces, en partie même pour des groupes plus considérables.

C'est ainsi que les Agaricinés leucosporés à chair coriace, ont communément un thalle composé d'éléments peu différents les uns des autres, qui ont la forme typique du hyphé, une membrane relativement épaisse, des boucles bien formées et accusent une bien plus grande indépendance de leurs éléments voisins que ceux des Mélanosporés par exemple.

C'est ici la place de passer rapidement en revue les éléments constitutifs du thalle des Agaricinés. Ce dernier, comme en général presque tous les Champignons charnus, tant Hyménomycètes qu'Ascomycètes, est composé de diverses sortes de hyphés qu'on ne rencontre pas chez toutes les espèces.

Le thalle de certains Agaricinés montre une forme de hyphé, ou au moins une disposition spéciale de hyphés dans chacune de ses parties, tandis que certains autres se trouvent n'être composés que d'une seule forme de hyphés, si l'on ne tient pas compte des cellules hyméniales.

§ 30. Il suit de là qu'on peut parler, ici aussi, d'espèces *supérieures*, ou offrant une différenciation considérable de leur tissu par rapport à d'autres, *inférieures*, dont le thalle est composé d'un seul élément ou au moins qui ont une structure fort simple.

Il est donc très nécessaire de bien étudier l'anatomie des Champignons, car, seule, elle peut nous renseigner sur la place véritable que doit occuper une forme donnée dans le système.

Si, laissant d'abord de côté pour les considérer plus tard les différents types de hyphés que l'on rencontre à la surface du

thalle et qui constituent le *tissu de soutien*, nous examinons le tissu sous-jacent, nous verrons qu'il se compose, chez les espèces supérieures, de deux sortes d'éléments principaux, qui acquièrent dans certaines parties du thalle un développement très considérable et leur donnent ainsi un cachet particulier, tout en démontrant par là leur individualité.

Nous appellerons le tissu formé par la première catégorie de hyphés *tissu fondamental*, et celui formé par la seconde, *tissu connectif* (1).

Il convient de les étudier séparément.

1. **Tissu fondamental.**

§ 31. Je désignerai dorénavant par cette expression les éléments qui constituent, pour ainsi dire, la charpente du Champignon. Ce tissu est caractérisé, au moins chez les formes supérieures où il acquiert de la valeur histologique, par l'apparition du tissu connectif, par la solidarité réciproque de ses éléments qui trouvent une expression dans leurs rapports avec les tissus avoisinants, leur mode d'agrégation, leur forme et leurs dimensions semblables.

Tous ces attributs varient au reste considérablement suivant les organes, les espèces et les groupes naturels auxquels elles appartiennent. Ainsi, chez les formes inférieures (*Cantharellus*, *Trogia*, *Lentinus* et *Marasmius pro parte*), les hyphés du tissu fondamental (le tissu connectif n'est pas développé) sont irréguliers, plutôt courts et entrelacés lâchement et sans ordre aucun. Ils font, par conséquent, preuve d'une indépendance individuelle relativement grande. Chez ces espèces, ils sont les mêmes dans toutes les parties du thalle (excepté naturellement l'hyménium) qu'ils constituent entièrement.

Chez les formes supérieures par contre, le tissu fonda-

(1) Heese (*Anat. der Lamelle*, etc., p. 16) a introduit les expressions *homomorphe* et *hétéromorphe*, pour désigner une trame composée d'une seule sorte d'éléments et une autre différenciée en tissu connectif et tissu fondamental. Il convient d'étendre ces expressions à tout le thalle.

mental assume, non seulement dans le stipe et dans la chair piléique une disposition différente, mais les hyphés de ces deux parties ont un caractère différent. Dans le stipe, ils sont fort réguliers et disposés le plus souvent strictement parallèlement à l'axe longitudinal et sont agglutinés ensemble par la substance intercellulaire. Leur longueur et leur épaisseur augmentent avec la teneur en eau du Champignon. Ils sont aussi rarement anastomosés entre eux. Dans le piléus par contre, ils sont fréquemment plus courts, moins réguliers, fréquemment anastomosés, et rayonnent à partir du stipe plus ou moins régulièrement, dans toutes les directions. Le tissu qui en résulte a, par conséquent, un tout autre caractère que celui du stipe, mais dans les deux cas il conserve celui d'un tissu de charpente.

D'autre part, la direction même des éléments de ce tissu, les parois de ces derniers qui deviennent toujours plus minces à mesure que le tissu se différencie, enfin les pores dont leurs cloisons sont pourvues indiquent évidemment qu'ils représentent en même temps les grandes voies de circulation de l'eau, et probablement aussi des matières plastiques à l'intérieur du thalle (voy. § 6).

2. **Tissu connectif.**

§ 32. Je comprends sous ce nom une catégorie de hyphés qui ont des qualités en grande partie opposées à celles du tissu fondamental.

Ils manquent chez les formes tout à fait inférieures, tandis qu'ils sont en général typiquement développés chez celles qui déjà, par le reste de leur organisation, doivent être considérées comme supérieures.

On conçoit que chez ces dernières la répartition en sens latéral des matières plastiques et de l'eau se ferait difficilement vu la disposition du tissu fondamental que nous avons indiquée, s'il n'existait pas des éléments qui les réunissent transversalement. Or ce sont précisément ces derniers que je

nomme ici *tissu connectif*. Ils sont caractérisés par leur indépendance de la direction générale du tissu fondamental et morphologiquement par le fait qu'ils sont en général beaucoup plus ténus et qu'ils réunissent les différents éléments du thalle en se soudant ou même se fusionnant avec eux de la manière la plus irrégulière. Ils sont, en outre, généralement pourvus de boucles bien formées. On les rencontre, par conséquent, dans toutes les parties du thalle mélangés aux éléments des autres tissus; mais il apparaissent particulièrement abondants, voire même remplacent tous les autres, là où une affluence et une répartition des substances plastiques paraît nécessaire; ainsi, par exemple, le subhyménium des espèces à hyménium lâche, l'hyménopode (voy. § 60), le bulbe des *Amanita*, enfin chez les Lactaires et surtout les Russules où les éléments du tissu fondamental paraissent fonctionner surtout comme éléments de soutien et sont devenus sphériques. Chez les Lenzites, le tissu connectif est, d'après mes observations, développé d'une manière toute spéciale (voyez ce genre, dans la seconde partie de ce travail, p. 333).

Remarquons, enfin, qu'il n'existe pas de limites précises entre le tissu fondamental et le tissu connectif, et dans bien des cas cette distinction est parfaitement arbitraire. Dans d'autres, par contre, tels, par exemple, que le médiostrate de l'*Amanita phalloides*, l'hyménopode de l'*Ag. cretaceus*, le subhyménium d'une foule de *Tricholoma*, de *Pholiota*, etc., cette distinction s'impose d'elle-même, comme aussi dans le tissu de presque tous les *Galera*, les *Psathyra*, des *Coprinus atramentarius*, etc., etc.

3. **Tissu de soutien**.

§ 33. Chez les Agarics, comme chez les autres Thallophytes, et même en général chez les Bryophytes, le véritable *tissu de soutien* est le tissu dermoïdal ou périphérique quand celui-ci est développé. Quand il ne l'est pas, c'est le tissu fondamental qui assume ce rôle. Ce n'est que très rarement que l'on voit

apparaître, dans l'intérieur des tissus, des cellules que l'on pourrait comparer à celles du sclérenchyme des Phanérogames. Chez les Agaricinés, je n'ai trouvé jusqu'ici que le *Marasmius androsaceus* qui ait, dans le stipe, des cellules allongées à parois épaissies, jusqu'à complète obturation de leur lumière.

Quant au tissu dermoïdal, j'en parlerai à un autre endroit afin d'éviter les répétitions.

Je me bornerai ici à remarquer que, lorsqu'il est développé, il est en même temps un tissu protecteur et un tissu de soutien.

Dans ce dernier rôle, il agit de deux manières :

1° Par sa consistance, lorsqu'il est ferme et résistant;

2° Parce qu'il emprisonne l'air dans l'intérieur du thalle comme dans un système de capillaires extrêmement fins. Les tissus de celui-ci acquièrent par là une élasticité, une solidité et une fermeté qu'ils ne sauraient posséder d'eux-mêmes.

DE QUELQUES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES DU CARPOPHORE

§ 34. Outre sa structure, que nous étudierons plus à fond dans les prochains chapitres, le carpophore des Agaricinés est souvent très caractérisé par ses excrétions, et par un certain nombre de particularités d'autre nature. Par ce fait même, ces dernières acquièrent une certaine importance au point de vue de la systématique, et doivent, par conséquent, nous occuper ici.

EXCRÉTIONS DU THALLE DE L'AGARIC

§ 35. J'examinerai ici brièvement les excrétions gazeuses, liquides et solides du carpophore.

§ 36. *Excrétions gazeuses.* — Je ne parlerai pas ici de l'acide carbonique développé par la respiration, attendu que cela m'entraînerait nécessairement dans des discussions physiologiques qui ne sauraient rentrer dans le cadre de ce travail.

Par contre, je dois rappeler que plusieurs auteurs anciens admirent, après Humboldt, que les Champignons, spécialement les Agarics et les Bolets, émettent de l'hydrogène; mais cette opinion paraît avoir été définitivement infirmée par les recherches de Schlossberger et Döpping (1).

D'autres prétendirent avec Sachs (2) que les Champignons, au moins certaines espèces, exhalent normalement de l'ammoniaque. Borscow (3) veut même avoir obtenu des quantités pondérables de ce gaz, non seulement d'Agarics, mais encore d'autres Champignons. Wolf et Zimmermann (4) démentirent cependant ces résultats. D'après eux l'ammoniaque et la triméthylammine seraient toujours chez les Champignons un produit nécrobiotique. Je ne puis m'empêcher cependant de croire le contraire, attendu que certaines espèces, telles que le *Mycena alcalina*, *M. ammoniaca*, etc., sentent d'autant plus fortement l'ammoniaque, qu'elles végètent plus vigoureusement et que, d'après Britzelmayer et Cesati (5), l'*Ag. pisciodorus* répand normalement une odeur de triméthylammine.

On peut compter à la rigueur comme excrétions gazeuses les odeurs, souvent très caractéristiques, qu'exhalent un grand nombre d'espèces d'Agarics. Certains d'entre eux sentent très fortement l'ail (*Marasmius scorodonius* Fr.; *M. cepaceus* Fr.; *M. alliaceus* Jacq., etc.), beaucoup la farine fraîche, d'autres l'Anis, d'autres encore une odeur rance ou même vireuse si forte qu'elle affecte désagréablement les muqueuses du nez et les yeux, etc., etc.

(1) *Annales de chimie*, VII, p. 106.

(2) Sachs, *Experimental physiologie der Pflanzen*, Leipzig, 1865, p. 373, note 3.

(3) Borscow, *Zur Frage über die Ausscheidung des freien Ammoniak bei den Pilzen* (*Bull. de l'Acad. imp. de St-Pétersbourg*, VII, 1868, p. 121).

(4) Wolf und Zimmermann, *Scheiden die Pilze Ammoniak aus?* (*Bot. Zeitg*, 1871, p. 280).

(5) V. Cesati, *Appunti per una futura Crittogamologia Insubrica* (*Commentar. della Soc. crittog. ital., fascicolo* 2, *Settembre* 1861) : « *Ag. pisciodorus. Maram. alliaceum quoque sat adpropinquat .... sed.... peculiari odore, magisque sapore piscium marinorum vix mortuorum nauseose sallito, ab utroque distinctissimus.* »

Ces faits, comme aussi ceux qui suivront, semblent indiquer qu'il existe pour le moins une aussi grande diversité dans la constitution et le fonctionnement du protoplasme chez les Agarics que dans la forme de leurs carpophores.

§ 37. *Excrétions liquides.* — Beaucoup d'espèces sécrètent des gouttes de liquide à des places bien déterminées de leur surface, par exemple au sommet du stipe chez beaucoup d'Hygrophores, aux bords du piléus chez plusieurs *Lactarius*, *Inocybe*, etc., sur la tranche des lamelles chez un grand nombre d'espèces. Ceci s'explique facilement : ces régions sont précisément celles où règne la végétation la plus active. Si donc une certaine structure favorise l'expulsion de l'eau au dehors, et que cette dernière soit protégée contre une évaporation rapide, on la verra s'accumuler précisément dans ces endroits de la surface du thalle, comme au sommet des herbes qu'on cultive sous cloche.

Chez l'*Agaricus lacrymabundus* Bull. et *velutinus* Pers. cependant, l'accumulation de l'eau sur les lamelles est due peut-être à une véritable activité excrétoire des cystides de ces Agarics; ces organes sont ici réunis en groupes et suintent du liquide en si grande quantité, en temps humide, qu'il tombe par gouttes des lamelles entraînant avec lui les spores mûres.

Il n'y a au reste rien de surprenant que les Champignons transpirent beaucoup, si l'on songe que ce n'est que ceux qui ont une cuticule mucilagineuse qui sont plus ou moins protégés contre une transpiration trop abondante, et que d'autre part l'eau constitue souvent plus de 80 pour 100 de leur poids total (*Agaricus campestris*, 88 pour 100, *Marasmius oreades*, 91,7 pour 100) (1).

Le liquide qui suinte ainsi à la surface du thalle, contient fréquemment, probablement même le plus souvent, des substances en solution, car je lui ai toujours trouvé du goût. Les gouttes de liquide, ordinairement rouge, qu'on remarque au bord du piléus de l'*Armillaria aurantia* Fr., ont d'après mes observations une réaction légèrement acide, et laissent un

(1) Husemann, *Physiologische Chemie der Pflanzen*, p. 286.

dépôt oléagineux lorsqu'on les évapore sur le porte-objet.

§ 38. *Excrétions solides.* — Elles sont de trois catégories : ou bien c'est de l'oxalate calcique, ou des substances huileuses ou enfin des substances colorantes.

Quant à l'oxalate calcique, on sait qu'il est fort répandu chez les Champignons et il est probable qu'ici aussi il dérive des nitrates calciques au moins en partie (1).

Le fait qu'on le rencontre en abondance surtout chez les espèces coprophiles (*Panæolus papillonaceus*, *campanulatus; Coprinus tomentosus*, etc.) semble au moins parler en faveur de cette hypothèse. Je remarquerai que je l'ai trouvé cristallisé au sommet des cystides de plusieurs *Psathyra*, ce qui démontre bien qu'il transsude avec l'eau qu'émettent ces organes (2).

§ 39. Les excrétions huileuses des Agarics et des Champignons en général sont mal connues. On les rencontre, par exemple, exsudées à la surface des cellules, surtout des cystides où elles cristallisent souvent (trame du *Dermocybe orelleana*, etc.). Elles se saponifient avec les alcalis et sont insolubles dans l'alcool froid et rentrent par conséquent dans la catégorie des huiles grasses.

§ 40. Rappelons ici que Hoffmann découvrit sur l'anneau de l'*Amanita muscaria* des corps huileux fort singuliers qui s'allongent rapidement (comme un serpent de Pharaon) sous l'influence de l'eau. Ils rappellent involontairement les cristalloïdes qu'a découverts notre ami le docteur J. Dufour chez les Cupressinées et qui s'allongent aussi jusqu'à neuf fois leur longueur primitive sous l'influence des alcalis (3).

§ 41. Quant aux colorations, souvent très vives, des Champignons et des Agarics en particulier, elles méritent d'être plus attentivement étudiées sous bien des rapports.

(1) Schimper, *Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern* (*Bot. Zeitg*, 1888, n° 8).

(2) Voy. au reste Patouillard, *Les Hyménomycètes d'Europe*, Paris, 1887, p. 14.

(3) J. Dufour, *Études d'anatomie et de physiologie végétales*, Lausanne, 1882, p. 15.

Premièrement, l'on ne doit pas négliger en systématique les indications que fournit la couleur du carpophore. En effet, s'il existe dans un genre, ou un groupe de formes, des espèces à couleurs pures, on peut être presque certain que toutes les espèces intermédiaires auront des couleurs composées des couleurs pures observées. Ainsi chez les *Laccaria* B. (*Clitocybe versiformes* Fr.), le *L. amethystina* est souvent du plus beau violet d'aniline, tandis que le *L. proxima* Boud. est, par contre, d'un roux-acajou vif (1). Eu égard à leur structure, ces deux espèces sont diamétralement opposées dans ce genre. Or il est très remarquable que toutes les espèces de *Laccaria* connues aient des couleurs dans lesquelles c'est tantôt le violet qui prédomine quand elles se rapprochent davantage du *L. amethystina*, tantôt le brun-acajou plus ou moins dilué quand elles ont plus d'affinité de structure avec le *L. proxima*. Cet exemple, auquel je pourrais adjoindre celui très instructif des Chanterelles, des *Hygrocybe* et des *Mycenæ puræ* (voy. ces genres dans la seconde partie de ce mémoire), suffit pour démontrer qu'il est bon de considérer la coloration du carpophore aussi au point de vue de la systématique et de contrôler les indications qu'elle fournit par un examen histologique approfondi.

§ 42. Les substances colorantes des formes d'un même groupe ont fréquemment des propriétés physiques et quelquefois chimiques semblables. Thörner a isolé la substance colorante du *Paxillus atrotomentosus* (2) sous forme de petites paillettes brun foncé à reflets métalliques. Leur constitution correspond à la formule $C^{11}H^{8}O^{4}$. Elles sont solubles dans l'alcool et l'acide acétique. Suivant Thörner, cette substance serait un dioxychinone qui se formerait dans le Champignon intact d'un hydrochinone.

Or les *Paxillus involutus*, *paradoxus* Cooke, etc., semblent contenir une substance très semblable, au moins si l'on en

(1) Boudier, dans *Soc. bot. de France*, t. XXVIII, pl. II; encore une très « bonne espèce » qui n'existe pas dans le « Sylloge Fungorum ».

(2) Berl., *Ber.*, XI, 533.

juge par le fait qu'ils deviennent aussi, quoique moins intensivement que le *P. atrotomentosus*, d'abord rougeâtres, puis foncés aux endroits meurtris.

La couleur, souvent très vive, des matières colorantes des Champignons et le fait qu'elles donnent des produits colorés lorsqu'on les traite par l'ammoniaque, paraît indiquer que plusieurs de ces substances colorantes appartiennent aussi au groupe des chinones.

Elles sont en général insolubles dans l'eau pure, mais peuvent être facilement extraites par l'alcool, l'éther, le chloroforme, la benzine et la térébenthine.

Les solutions alcooliques de plusieurs de ces substances, traitées par des acides et de l'ammoniaque, donnent des réactions qui rappellent vivement celles d'autres matières colorantes végétales, telles que l'hématoxyline, la brasiline, le gayac, etc.; mais, d'après ce que nous avons dit, il est probable qu'elles ont encore plus d'analogie avec celles de la laque. Ainsi la substance qui colore en brun les parois des hyphés du *Lenzites sepiaria* se dissout dans l'ammoniaque avec une couleur vert noirâtre. La belle substance colorante rouge sang du *Dermocybe anthracina*, extraite par l'alcool et traitée par l'acide sulfurique ou chlorhydrique, devient d'un rouge ponceau vif. L'acide acétique glacial a la même action, mais agit moins fortement. Si l'on neutralise ces liquides avec l'ammoniaque, la couleur primitive se rétablit. Ajoute-t-on d'abord de l'ammoniaque à la teinture alcoolique, il se produit un précipité brun gris qui se dissout dans les acides avec une belle couleur ponceau.

On peut répéter indéfiniment ces réactions toujours avec le même succès. Cette substance colorante doit, par conséquent, être très facile à isoler et cela d'autant plus qu'elle est insoluble dans le chloroforme et la térébenthine.

Celle du *Dermocybe cinnabarina*, en teinture alcoolique, est d'un beau rouge ponceau vif. Les acides transforment cette couleur instantanément en rouge pourpre brillant, tandis que l'ammoniaque la fait devenir immédiatement bleu violet

comme la brasiline. Cette dernière réaction est tellement sensible que si l'on passe un bâton de verre, humide d'une solution d'ammoniaque, 3 centimètres au-dessus d'un papier imbibé de cette solution, ce dernier devient immédiatement d'un violet foncé. Cette coloration n'est pas stable; elle pâlit promptement et disparaît entièrement après quelques heures. Celle produite par les acides, par contre, est fort durable. Je conserve depuis neuf ans du papier teint par la teinture alcoolique simple et par celle additionnée d'acide, et qui, vu par transparence, montre encore la couleur du Champignon comme au premier jour, bien que j'aie fréquemment exposé ce papier au soleil.

Il me semble qu'au point de vue industriel il conviendrait de chercher à fabriquer artificiellement ces couleurs, qui ne cèdent en rien comme beauté à celles dérivées de l'aniline et qui paraissent être plus stables.

Le pied du *Dermocybe Bulliardi* est coloré en ponceau par une substance qui offre des réactions très semblables à celles que nous venons de rapporter. Un autre *Dermocybe*, le *D. cinnamonea*, a, surtout dans les méats intercellulaires de la trame, des dépôts cristallins d'une substance colorante jaune d'or qui rappelle la berbéridine. L'ammoniaque détermine un précipité couleur chair sale de l'extrait alcoolique; les acides dissolvent ce précipité avec une couleur jaune d'or.

Il est inutile de rapporter ici les propriétés des nombreuses substances pigmentaires que j'ai rencontrées chez les Agarics, et, si je me suis étendu déjà passablement sur cette matière, c'est pour mieux faire ressortir un côté qui pourrait doter peut-être l'industrie chimique de matières colorantes belles et stables. Les substances colorantes également très vives des *Hygrocybe* sont aussi solubles dans l'alcool, mais n'offrent pas de réactions analogues.

Les matières colorantes des Champignons doivent être, au moins dans bien des cas, considérées comme des excrétions; elles se trouvent ou bien dissoutes dans le liquide cellulaire (cystides colorés des *Mycenæ calodontes*, poils de la cuticule

du *Pluteus leoninus*, de l'*Ag. Melleus*, de beaucoup de *Lepiota*, etc., etc., ou bien exclusivement dans la membrane (substance colorante jaune de beaucoup de *Pholiota*, du *Tricholoma sulphureum*, celle des spores de presque tous les Chromosporés), ou bien enfin dans le liquide cellulaire et la membrane à la fois ; souvent même alors la substance colorante transsude et cristallise à la surface des cellules (poils du stipe du *Paxillus atrotomentosus*, hyphés de la surface piléique du *Clitocybe lobata* et *flaccida*, de l'*Armillaria aurantia*, etc.

§ 43. Lorsque les substances colorantes pigmentent le Champignon d'une manière très intense, on peut se demander si elles n'ont pas une importance physiologique, car, comme Sachs l'a déjà fait remarquer, elles doivent fonctionner comme des écrans de couleur sous l'influence desquels végète l'individu.

J'ai analysé au spectroscope des teintures alcooliques et du papier teint par les substances colorantes du *Deomocybe anthracina*, *D. cinnabarina* et *D. cinnamomea*. J'ai trouvé que celles de ces deux premières espèces éteignent entièrement, comme un verre rubis, toutes les radiations jusqu'au rouge. Ces Champignons paraissent par conséquent n'avoir besoin pour leur végétation que des rayons peu réfrangibles.

Cependant le fait que presque tous les Champignons pâlissent, lorsqu'ils croissent à la grande lumière, semble indiquer que cette coloration ne constitue qu'un avantage très discutable pour le Champignon quant au fonctionnement de son protoplasme.

Les Champignons charnus, plus intensément colorés lorsqu'ils croissent au soleil, sont rares. Je citerai l'*Hygrocybe conica*, qui est en outre très remarquable par le fait que la substance mélanogène qui teint en noir les blessures du Champignon semble se comporter inversement.

Chez l'*H. punicea*, assez voisin du *conica*, le pigment rouge est par contre toujours plus développé du côté de l'ombre, tandis que la substance mélanogène n'apparaît qu'avec la mort du Champignon et non lorsqu'on le meurtrit.

§ 44. Cette observation nous conduit naturellement à envisager les substances qu'on rencontre chez les Agarics, et qui à l'instar de la teinture de gayac se colorent rapidement à l'air contenant de l'ozone. Elles sont très fréquentes chez les Agarics, mais la substance type des Bolets, qui se colore en bleu lorsqu'on meurtrit le Champignon, paraît manquer entièrement chez ceux-ci. Seuls les *Paxillus* ont une chair qui devient bleue, verdâtre ou rougeâtre lorsqu'on la meurtrit.

Schönbein a montré que l'extrait alcoolique de cette substance est incolore, mais qu'il se colore instantanément en présence de l'ozone ou si l'on y ajoute un morceau de Champignon, même d'une espèce qui ne bleuit pas elle même. Il en conclut que dans les Champignons il existe une ou des substances qui ont le pouvoir d'ozoniser l'oxygène. N'est-il pas possible que cette substance, qui selon Schönbein a une nature résineuse, se déshydrate avec l'alcool et qu'elle soit moins facilement oxydable dans cet état ?

Beaucoup d'Agarics deviennent rouges lorsqu'on les coupe. Chez quelques-uns, par exemple le *Psalliota hæmorroidaria*, le *Lepiota Badhami* Berkl., etc., la chair devient alors instantanément carmin. D'autres espèces, telles que certaines variétés du *Psalliota campestris*, le *Phlegmacium purpurascens*, l'*Inoloma cyanites* Fr., l'*Inocybe erythrescens*, etc., ont ce phénomène moins marqué. Les espèces qui deviennent vertes lorsqu'on les meurtrit sont rares (*Leptonia incana* et *euchlora* Lasch.) ; celles qui deviennent jaunes, brunes, violettes ou noires dans ces circonstances sont par contre assez fréquentes. Le changement de couleur du latex des Lactaires appartient aussi probablement à la même catégorie de phénomènes.

§ 45. *Phosphorescence* (1). — Le surprenant phénomène de la phosphorescence, qui dans le règne végétal compte ses plus beaux exemples parmi les Agarics, doit, d'après les belles

(1) Voy. Van Tieghem, *Traité de botanique*, Paris, 1884, p. 185, et aussi Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, § 89, où la bibliographie du sujet est indiquée en majeure partie.

recherches de Fabre (1), être considéré ici aussi comme une expression de la respiration des cellules.

Chez tous les Agarics lumineux, ce sont précisément les parties qui croissent avec énergie (ainsi les lamelles, le bord du piléus, le haut du stipe (2), le mycélium) qui sont les plus phosphorescentes, tandis que les spores de l'*Agaricus olearius*, par exemple, qui sont en état de vie latente, ne sont pas lumineuses, comme l'ont fait remarquer Delisle et Fabre, et plus tard Comes (3).

La phosphorescence des Agarics, comme aussi celle des Noctiluques et du *Lampyris italica*, n'a probablement rien de commun avec le phénomène de phosphorescence tel que nous l'offrent le sulfure de calcium et le phosphore, quoiqu'il lui ressemble beaucoup. Ceci ressort du fait que l'*Agaricus olearius*, comme aussi les lucioles, sont tout autant lumineux qu'auparavant lorsqu'ils ont séjourné toute une journée dans un lieu obscur. Ce phénomène dépend certainement d'une qualité spécifique du protoplasme et non pas seulement d'une simple oxydation comme pour le phosphore, car toutes les parties d'un même organisme ne sont pas nécessairement phosphorescentes, comme le démontre la liste suivante, que je crois complète, des Agaricinés phosporescents.

α. LE MYCÉLIUM (TOUJOURS?) ET LE CARPOPHORE SONT PHOSPHORESCENTS.

Pleurotus phosphoreus B. (Tasmanie).

Pleurotus olearius DC. (Europe méridionale, Afrique méridionale).

Pleurotus illuminans Müll. (Australie).

Pleurotus Prometheus B. (Hong-Kong).

Pleurotus candescens B. (Melbourne).

(1) Voy. Tulasne, *De la phosphorescence spontanée de l'*Agaricus olearius, etc. (*Ann. des sc. nat.*, sér. III, vol. IX, p. 338).

(2) Fabre, *Comptes rendus*, XLI, 1245, et *Flora*, 1856, p. 220.

(3) Comes, *Funghi del Napolitano*, p. 18 (note).

Pleurotus igneus Rumpf. (Amboine).
Pleurotus noctilucens Lév. (Manille).
Pleurotus Gardneri B. (1) (Brésil, province Goyez, Borneo ?).
Pleurotus lampas B. (Australie).
Pleurotus Emerici B. (2) (îles Andaman).
Mycena chlorophos B. (îles Bonin-Sima).
Mycena cyanophos B. (îles Bonin-Sima).

6. LE MYCÉLIUM EST SEUL PHOSPHORESCENT.

Armillaria mellea Bull. (Europe, États-Unis).

Armillaria socialis DC. (Europe méridionale) (s'il diffère de l'*Ar. mellea*).

Collybia tuberosa Pers. (vraiment *Ag. cirrhatus*) (Europe, Amérique septentrionale).

Collybia radicata R. (Fayod) (3) (Europe, Amérique septentrionale).

Tricholoma acerbum Fr. (Patouillard) (4) (Europe, Amérique septentrionale.)

§ 46. Après cette revue rapide des particularités générales que l'on rencontre dans le thalle des Agaricinés, nous devons étudier maintenant ses diverses parties d'une manière spéciale.

I. Le stipe.

§ 47. La forme générale du stipe et les modifications qu'elle présente ne peuvent bien être saisies que si on les considère en relation avec les fonctions de cet organe.

Parmi ces dernières, celle qui frappe à première vue est celle d'un isolateur de la couche fructifère, qui se trouve ainsi être protégée de plusieurs ennemis.

(1) La clarté que répand ce Champignon doit dépasser celle de la pleine lune. Voy. Hooker, *Journal of bot.* (1848), vol. II, p. 426.

(2) *Journal of botany*, 1880, p. 38.

(3) *Revue mycologique*, 1882, n° 16.

(4) J'ai trouvé par deux fois le mycélium de cet Agaric phosphorescent.

Je ne veux naturellement point statuer par là que cette fonction soit la cause de la genèse du stipe des Agarics, mais bien de celle de l'hérédité des modifications du thalle qui se sont produites dans ce sens. Le revêtement visqueux, hispide ou très lisse du stipe de beaucoup d'Agarics s'accorde fort bien avec cette manière de voir et y trouve son explication naturelle. Une autre propriété du stipe, incontestablement favorable, est sa hauteur. Non seulement l'accès à la couche fructifère est rendue plus difficile pour beaucoup d'ennemis, mais encore cette dernière doit faciliter considérablement la dispersion des spores.

L'élongation très rapide du stipe de plusieurs espèces, pendant la grande période de leur accroissement, paraît être enfin une propriété d'autant plus utile qu'elle se rencontre surtout chez celles qui sont dépourvues d'autres moyens de défense.

Les *Coprinus*, particulièrement les *Coprinus* véliformes, nous en offrent un bon exemple. Non seulement cette particularité biologique est développée chez eux d'une manière typique, mais toute leur structure paraît être combinée en vue de cet épisode important de leur existence : leur stipe acquiert très promptement une hauteur considérable, probablement grâce à ce qu'il est tubulé et par conséquent réduit, comme aussi le piléus, à un minimum de substance (1).

On rencontre cependant chez les Agaricinés une quantité considérable de formes qui ne paraissent pas être bâties de la manière la plus avantageuse, et chez lesquelles on ne rencontre que quelques-unes des qualités mentionnées plus haut. Mais ici, comme presque partout ailleurs dans le règne végétal, on peut toujours constater d'une part une corrélation parfaite entre les différentes parties du thalle, et d'autre part, une quantité de qualités protectrices et autres qui expriment à la

(1) Chez la plupart des espèces à stipe solide, on remarque que la partie centrale du stipe a une autre tension que sa partie périphérique; on conçoit que cette différence de tension empêche la partie active de se développer aussi rapidement que si elle était isolée.

fois les rapports de l'individu avec son milieu, tout en répondant à des besoins spécifiques.

C'est ainsi que le stipe des espèces supérieures est grêle et élevé, lorsque le piléus offre un petit volume; court et épais, par contre, souvent même élargi à la base, dans le cas inverse; informe et très réduit enfin chez beaucoup d'espèces inférieures, où apparemment il n'a point encore subi de métamorphose en vue d'un besoin spécifique principal.

Les bulbes ou renflements bulbiformes de la base du stipe de beaucoup d'Agarics ont probablement une autre signification. Le fait que dans la jeunesse leurs éléments sont le plus souvent bondés de matières plastiques, tend à les faire envisager comme un réservoir pour ces dernières, d'où elles affluent vers le carpophore lors de son développement. Chez beaucoup d'espèces le *bulbe* ne constitue pas un organe particulier; c'est toute la base du stipe qui est simplement renflée (*stipes bulbosus*). Ici aussi néanmoins, il fonctionne de la manière indiquée, car non seulement le plus grand nombre d'Agarics dépourvus de bulbe à l'état adulte en ont un dans l'extrême jeunesse; mais, si on laisse se développer dans une atmosphère humide des carpophores à stipe bulbeux recueillis peu auparavant, on peut constater directement, à l'aide de réactifs appropriés, une diminution du contenu des cellules de la partie renflée du stipe qui devient molle en premier lieu (1).

On doit se garder de confondre le *stipes bulbosus* et le *stipes ventricosus* avec le *stipes apice incrassatus*.

Ce dernier est en général bien distinct des deux autres, et ce n'est guère que lorsqu'il est très court qu'il peut y avoir du doute à son égard. Il est dû, au reste, avec l'espèce précédente, à la catégorie des *phénomènes de croissance secondaire*, et peut être opposé en cela au stipe bulbeux, qui se forme dans la période d'accroissement primordiale. Le volume du bulbe de ce dernier diminue aussi avec l'âge, tandis que celui

(1) Voy. L. Errera, *Sur le glycogène chez les Basidiomycètes*, Bruxelles, 1885, p. 27, 28 et 29.

du *stipes ventricosus* grossit toujours davantage en vieillissant, parce qu'il se forme surtout par l'élongation et non par la multiplication des éléments de cette région. Il n'est pas rare que la surface de cette dernière forme de stipe soit ridée et convexe, surtout du côté tourné vers le sol, quand il est incliné (*Collybia fusipes* var. *œdmatopoda* Bull. (1), plusieurs *Tricholoma*, *T. sulphureum*, etc.), et lorsqu'ils croissent dans les lieux humides et obscurs. Les stipes épaissis en leur milieu dès leur jeunesse sont dits *fusiformes* ou épaissis (*incrassatus*).

Quant au *stipes compressus*, on ne le rencontre, autant que je sache, que chez les espèces à stipe vide et cartilagineux. Comme les autres formes susmentionnées, il n'est en général que peu développé et passager. Chez certaines espèces, cependant (*Clitopilus discolor* Pers.), il paraît constituer un caractère normal.

Ces stipes rubanés ne constituent pas un phénomène de fasciation, parce qu'ils ne se rencontrent pas chez les espèces à stipes pleins; ils ont peut-être simplement leur cause dans un développement inéquilatéral du piléus que j'ai toujours observé en même temps.

§ 48. Les stipes rameux d'Agarics sont rares et constituent généralement des exceptions tétratologiques. Quelques espèces paraissent avoir cependant un stipe normalement rameux, ce sont : *Collybia racemosa* Pers. (2), *C. ramosa* Bull. (3) et *C. setosa* B. (4).

D'autres espèces, telles que le *Pleurotus Eryngii* (5), ont aussi, mais exceptionnellement, le stipe rameux. Il se pourrait cependant qu'il ne s'agisse ici que d'une soudure presque complète des stipes de divers individus.

(1) Voy. Bolton, *Fungusses*, tab. 42 (*Ag. rigidus*) et Bulliard, *Champ.*, tab. 76.

(2) Persoon, *Dispositio fungorum*, tab. III, fig. 8, ou Nees v. Esenbeck, *System der Pilze und Schwämme*, tab. XIII, ou Brondeau, *Cryptogames de l'Angenais*, pl. VI, fig. 7 et 8.

(3) Bulliard, *loc. cit.*, pl. CII.

(4) Cooke, *Illustrations of british Fungi*, pl. CXCIII.

(5) Venturi, *Studj micologici*, tab. IV, fig. 26, ou Descourtilz, *Champignons comestibles suspects et vénéneux*, Paris, 1827-29, pl. III, fig. N.

Certains exemplaires du *Marasmius Rotula*, et, paraît-il, aussi du *M. androsaceus*, possèdent également un stipe ramifié, qui est alors souvent dépourvu de chapeau. Ceux de la dernière espèce mentionnée constituaient autrefois le *Rhizomorpha crinita* de Persoon.

D'après mes observations sur des stipes rameux de *M. Rotula*, ce phénomène est dû à la formation adventive de branches latérales. Le stipe de cette espèce est composé de longs hyphés à peu près égaux de taille, qui sont disposés comme à l'ordinaire parallèlement à la surface de celui-ci. Très denses vers la périphérie, ils forment un tissu d'autant plus lâche qu'ils se rapprochent du centre, qui est occupé par une cavité peu délimitée. Le stipe est recouvert à l'extérieur par une écorce noire sclérotique, composée d'une seule couche de hyphés fort minces, soudés les uns aux autres, mais disposés au reste comme ceux de la chair. Cette écorce ne prend aucune part à la formation des branches latérales, tandis que l'inverse a lieu chez le *Collybia racemosa*. Chez le *Marasmius Rotula*, ces dernières prennent naissance au-dessous de l'écorce de la manière suivante : les hyphés des 2-4 premières couches subcorticales commencent par pousser en un certain point un grand nombre de fins hyphés, qui se groupent d'abord verticalement à la surface de manière à ressembler à un tout jeune *Æcidium*. Par suite de l'accroissement apical de ceux-ci, l'écorce se fend longitudinalement et laisse passer la jeune branche au dehors. Cette dernière, dont la direction est d'abord perpendiculaire à la surface du stipe, ne tarde pas à se courber en vertu de son géotropisme négatif.

§ 49. Sous le rapport de leur structure, on peut ranger les stipes des Agaricinés dans les cinq catégories suivantes :

a. Tout le stipe est constitué par une seule et même espèce de tissu, dont les éléments sont irréguliers et disposés sans aucun ordre apparent. Ils sont, par conséquent, totalement indifférenciés. C'est le cas du stipe des Chanterelles inférieures, des *Pleurotus* (sect. *Dendrosarx*) et de certains *Lentinus*. J'appellerai ce stipe : *stipe irrégulier*.

b. Stipe régulier. — Il est composé d'éléments de même qualité régulièrement disposés, soit parallèles à l'axe longitudinal du stipe. Il est plein (beaucoup de *Tricholoma*, de *Clitocybe*, de *Collybia*, etc., etc.).

c. Stipe cortiqué. — Diffère du précédent par la formation d'une couche périphérique plus dense. Ce stipe devient fréquemment vide dans l'âge. Il est confluent avec la chair piléique (*Lentinus tigrinus*, *Armillaria mellea*, *Tricholoma terreum*, etc., etc.).

d. Stipe médullé. — Diffère du précédent en ce qu'il n'est pas confluent avec la chair piléique, et en ce que la formation de la couche périphérique étant plus parfaite, la partie centrale se détache distinctement sous forme de *moelle*, qui, dans beaucoup de cas, il est vrai, disparaît de bonne heure (*Lepiotæ proceræ*, *Psalliota cretacea*, *Coprini*, et le plus grand nombre des Mélanosporés, etc., etc.).

e. Stipe à graine médullaire. — Diffère du précédent par la présence d'une couche spéciale tapissant les parois de la cavité médullaire.

Je ne l'ai rencontré jusqu'ici que chez le *Psathyrella uda*, le *Pholiota præcox*, le *Naucoria pædiades*, et autres *Agrocybe* (voy. plus loin), le *Stropharia semiglobata*, et quelquefois chez des exemplaires vigoureux du *Stroph. stercoraria* et du *Panæolus papilionaceus*.

Tels sont les types principaux auxquels on pourra toujours rattacher les autres formes en combinant les noms au besoin. Remarquons encore que les expressions stipe *vide*, *cave* et *fistuleux* employées jusqu'ici peuvent être éventuellement indistinctement appliquées à des stipes appartenant aux trois dernières catégories établies ci-dessus.

Enfin ces dernières ne tiennent aucun compte de la *cuticule* ou couche de revêtement que l'on remarque chez un grand nombre d'entre eux.

Le stipe est dit *nu* (dans ce travail) quand la cuticule n'est pas développée. En cas contraire, la conformation de celle-ci est toujours indiquée.

Comme la cuticule du stipe offre la même structure que celle du piléus, sauf que cette dernière est généralement mieux développée, je n'examinerai que plus tard les différents types de structure qu'elle présente en traitant de celle du piléus.

La cuticule étant, comme nous le verrons plus tard, la couche superficielle du primordium à l'intérieur duquel se différencie le Champignon, elle représente pour ainsi dire une enveloppe de celui-ci; il n'y a, dès lors, rien d'extraordinaire qu'elle ne suive pas toujours pas à pas le tissu sous-jacent dans son évolution. Chez bien des espèces, en effet, où elle recouvre en entier le jeune stipe dans la jeunesse, elle se disloque (*Lactarius scrobiculatus*, *circellatus*, etc.), ou même se fend plus tard longitudinalement par suite de l'élongation ou de l'accroissement tangentiel du stipe.

Les stipes à surface finement cannelée des *Mycena polygramma* et formes voisines n'ont pas d'autre cause.

II. **Le piléus.**

§ 50. Nous avons déjà remarqué que le piléus ne manque jamais complètement, si l'on prend comme critère de celui-ci, non sa forme, qui est passablement variable, mais la partie du carpophore qui porte les lamelles.

On rencontre toutes les formes intermédiaires, entre celles où il n'est représenté que par une mince lamelle de tissu, et les autres où il est hémisphérique et très massif.

En général, on peut dire que plus le stipe est incliné normalement sur l'horizontale, plus aussi le piléus est excentrique. Ce dernier est alors constamment plus développé sur le côté convexe du stipe.

On distingue trois parties principales dans le piléus : la *surface*, la *chair* et les *bords*. Les qualités de ces trois parties sont très nombreuses, ce qui fait que la terminologie qui y a rapport est très étendue. Nous ne considérerons ici que celles qui sont indispensables pour la compréhension de la seconde partie de ce travail, et renverrons le lecteur qui désire s'enqué-

rir des autres au *Dictionnaire d'histoire naturelle* de d'Orbigny, article AGARIC (par Léveillé), ou à l'ouvrage illustré bien connu de Krombholz.

Nous étudierons le développement du piléus dans un prochain chapitre; pour le moment je me bornerai à rapporter ici les principaux types de structure qu'il présente lorsqu'il a atteint son parfait développement.

Ici aussi il est nécessaire, si l'on veut bien saisir la valeur du piléus, de chercher à discerner quelle peut bien être sa fonction.

Or, si l'on passe en revue les différentes formes qu'il assume chez les Agarics, l'on s'aperçoit que chez les formes inférieures (voy. § 30) (*Trogia, Schizophyllum*, certains *Cantharellus*), il est réduit à une mince couche de tissu qui s'étend sur le dos des lamelles ou des rides hyméniales. A partir de là, plus on s'élève dans les séries des Agarics, plus aussi le piléus augmente de volume et se détache comme organe particulier, jusqu'à ce que, enfin, dans les formes à développement très rapide, telles que les *Coprinus*, spécialement les *Coprinus veliformes*, il subisse de nouveau une forte réduction de volume.

D'autre part, il est très remarquable que le tissu piléique soit au commencement bondé de protoplasme et de matières plastiques, et qu'à mesure que les lamelles produisent des spores, les hyphés de ce tissu deviennent de plus en plus hyalins.

§ 51. Tous ces faits semblent indiquer que le piléus, chez les formes où il acquiert un certain développement, constitue en quelque sorte un réservoir pour les matières plastiques qui sont destinées à la formation des spores. Je m'explique : Si l'on part du principe, certainement vrai, que chaque organe est bâti en vue des besoins des organes voisins, c'est-à-dire qu'il ne saurait exister un organisme dont les parties constituantes soient indépendantes les unes des autres, on conçoit fort bien pourquoi le piléus est réduit, chez les *Coprinus*, et en général chez toutes les formes d'Agaricinés à croissance rapide, si l'on songe que précisément, chez ces Champignons,

les lamelles sont formées de très bonne heure, et que leurs cellules hyméniales se gorgent, dès leur formation, de matières plastiques qui disparaissent ensuite à mesure que se produisent les spores. Inversement, l'on doit s'attendre à trouver le piléus particulièrement développé chez les formes qui ont aussi un grand nombre de lamelles, mais chez qui ces dernières ne se développent que relativement tard et lentement. Or c'est précisément ce que l'on observe chez beaucoup de *Tricholoma*, de *Cortinaria*, de *Pholiota*, etc.

Ce raisonnement m'a induit à faire, il y a quelques années, une expérience qui, à ce qu'il me semble, démontre parfaitement la justesse de ces déductions.

Je séparai, à l'aide d'un bistouri, le piléus (diam., 5 centim.) du stipe d'un jeune *Pholiota squarrosa*, et le suspendis dans sa position normale sous une cloche humide, où je le laissai se développer. Les lamelles, au commencement de cette expérience, étaient encore fort étroites (4 millim. environ), et étaient encore blanchâtres. Deux jours après, elles s'étaient élargies d'un bon tiers et étaient devenues brunes. En même temps le piléus, de ferme et résistant qu'il était, était devenu plus tendre et de consistance plus aqueuse. Cet accroissement des lamelles, quoique pas très considérable, est cependant suffisant, surtout si l'on songe au ramollissement du piléus, pour démontrer que c'est du piléus que proviennent en grande partie les matériaux d'alimentation de la couche fructifère.

Ce fait est du reste évident pour les espèces à lamelles éloignées du stipe, comme par exemple les *Amanitopsis*. La structure interne du piléus des Agaricinés et en général des Hyménomycètes est très uniforme. On y constate cependant ici aussi des particularités caractéristiques pour des genres, çà et là aussi pour des groupes d'espèces.

§ 52. On peut distinguer les types de structure suivants de sa chair, qui correspondent en partie à ceux que nous avons établis pour le stipe :

a. Chair piléique à structure irrégulière. — Les éléments

sont tous égaux entre eux, et emmêlés sans disposition spéciale (*Clitopilus prunulus* Fr., *C. Orcella* Fr., *Panus*, *Lentinus*, etc.). Le tissu peut être *dense* ou *lâche*.

b. Chair piléique à structure régulière. — Tissu souvent différencié en hyphés fondamentaux et connectifs.

Direction générale des éléments fondamentaux, plus ou moins régulièrement radiale. Méats intercellulaires de toutes les formes et de toutes les dimensions (le gros des Agarics).

c. Chair piléique à structure spongieuse. — Diffère du précédent, en ce que les hyphés sont agrégés en forme de réseau à mailles plus ou moins de même dimension, mais surtout de même forme (beaucoup d'Amanites, de Cortinaires, de Bolets, *Tricholoma grammopodium*).

On la trouve donc surtout chez les formes supérieures ; cependant on la remarque aussi chez quelques Agarics inférieurs (*Pleurotus salignus*, *Lenzites abietina*).

Les variations de ces trois types étant fort nombreuses et peu définies, il est d'autant moins nécessaire de les étudier ici, que, pour la systématique, il ne convient de mentionner la structure de la chair piléique qu'en tant qu'elle se rapporte à l'un des types établis ci-dessus, c'est-à-dire qu'elle a un cachet particulier bien défini.

§ 53. Comme le stipe, le piléus peut être *nu* ou être recouvert d'une *cuticule*, ou couche superficielle de structure particulière.

Jusqu'ici, on a déduit la présence de cette dernière du fait que le piléus pouvait se laisser peler, c'est-à-dire qu'on pouvait enlever, avec plus ou moins de facilité, la couche superficielle du tissu piléique. Or cette particularité ne dépend souvent que du fait que les hyphés de la chair du chapeau sont très régulièrement disposés par couches, ou même de ce que la surface piléique étant desséchée, elle forme une couche plus consistante et plus tenace, qui se laisse enlever en effet sous forme d'une pellicule.

Il est évident que le seul moyen permis de constater telle ou telle structure anatomique est, ici aussi, l'examen micro-

scopique, qui montrera en même temps dans la structure de la couche superficielle des caractères très importants, comme nous le verrons tout à l'heure.

Il est singulier et déplorable que l'on ait presque entièrement négligé jusqu'ici l'étude de la cuticule. Bonorden (1), qui s'est occupé spécialement de l'histologie des Agarics, relève comme extraordinaire la structure de la surface piléique de l'*Agaricus radicatus* qu'on retrouve chez une foule de formes. Heese (2), dans son travail sur l'anatomie des feuillets des Agarics au point de vue systématique, ne fait aucune mention de la cuticule. On peut en dire autant des travaux anciens de Hoffmann. Dernièrement il est vrai, Patouillard, dans son travail sur les Hyménomycètes d'Europe (3), a décrit, sous le nom de « croûtes et pellicules », la structure de la cuticule de quelques espèces ; mais il n'a saisi ni la valeur morphologique de cette couche, ni l'importance qu'elle a chez les Hyménomycètes, attendu qu'il n'en parle pas autrement, et n'a pas songé à employer ce caractère anatomique (comme aussi la plupart des autres) pour l'établissement des genres et des groupes en général.

Comme la structure de la cuticule offre le plus souvent des caractères, tant génériques que spécifiques, excellents, et qu'il serait à désirer qu'on en tînt compte à l'avenir, il ne sera pas inutile de passer en revue les différents types de cuticule qu'on rencontre chez les Agarics et les Hyménomycètes en général, et de les désigner par un nom qui évitera la peine de s'expliquer à leur égard d'une manière nécessairement étendue.

Nous verrons plus tard que les premiers stades des Agarics ont une couche superficielle plus dense, que j'ai nommée *cuticule primordiale*. Chez beaucoup d'espèces, cette couche involucrale est susceptible de se développer encore un certain temps comme les autres parties du thalle ; ce dernier se

(1) Bonorden, *loc. cit.*, p. 189.

(2) Heese, *Die Anatomie der Lamelle und ihre Bedeutung für die Systematik der Agaricineen*, Berlin, 1883 (*Dissert. inaug.*).

(3) Patouillard, *loc. cit.*, p. 18.

trouve alors être revêtu à l'état adulte par une cuticule plus ou moins épaisse et de structure assez différente suivant les espèces.

Chez un certain nombre d'entre elles il se forme, au-dessous de cette première cuticule, qui conserve alors le caractère d'une enveloppe générale, une autre cuticule qui doit être considérée comme la *cuticule propre* du carpophore.

Ces deux sortes de cuticules, aussi bien la cuticule primordiale (*cuticula primordialis*) que la cuticule propre (*cuticula propria*), peuvent être aussi bien *monostrates* que *polystrates*, c'est-à-dire composées d'une ou de plusieurs couches de tissu différent. Dans ce dernier cas, il convient de nommer (dans le cas le plus complexe) *épicutis* la couche superficielle, *hypoderme* la plus interne, et de réserver le nom de *cuticule proprement dite* à la couche moyenne.

Si la cuticule (terme général) est composée de deux couches, ce sera la plus développée qu'on regardera comme constituant la *cuticule proprement dite*, ce qui, suivant les cas, impliquera la présence d'un *épicutis* si l'autre couche est extérieure, ou d'un *hypoderme* si elle est intérieure.

Sous le rapport de leur structure, on peut distinguer les différents types de cuticule suivants :

a. La *cuticule dense* (*cuticula densa*) n'est formée que par le feutrement superficiel plus dense des hyphés *non modifiés* de la chair piléique.

On la rencontre chez beaucoup de formes inférieures (*Lenzites*, *Lentinus*, *Panus*, *Clitocybe ampla*, etc., etc.).

b. La *cuticule régulière* (*cuticula regularis*) diffère de la précédente en ce que ses éléments sont disposés régulièrement, c'est-à-dire parallèlement l'un à l'autre et à la surface piléique. Ils sont souvent plus gros que ceux de la chair piléique et quelquefois aussi à parois gélifiées (beaucoup d'*Inocybe*, de *Lepiota*, de *Psalliota*, de *Pluteus*, etc.).

c. La *cuticule visqueuse* diffère des précédentes par ses éléments ordinairement différents de ceux de la chair piléique, *plongés dans un mucilage plus ou moins épais*, et à direction

initiale générale perpendiculaire à la surface piléique (*Pleurotus geogenius*, *Crepidotus mollis*, etc., etc.).

d. La *cuticule celluleuse* ou pseudoparenchymatique, à hyphés isodiamétriques ou subisodiamétriques, a l'aspect d'un mur, ou d'un pavé lorsqu'elle est monostrate (le gros des Mélanosporés, beaucoup de Mycènes, etc.).

Une variation de ce type est constituée par la *cuticule hyméniforme* (*cuticula hymeniformis*), dont les éléments sont claviformes et disposés exactement comme ceux d'un hyménium (*Pholiota blattaria*, *Collybia radicata*, var. *major*).

Il va sans dire qu'ici aussi il existe des formes transitoires, mais il est facile de les exprimer en combinant les noms de ceux indiqués ci-dessus, et en ajoutant les adjectifs *laxa*, *densa*, *pilifera*, *capillifera*, *sicca*, etc., etc., suivant les cas (voyez au reste la partie systématique de ce travail, où ces expressions ont trouvé une application étendue).

Ces dénominations s'appliquent aussi bien à la cuticule du stipe qu'à celle du piléus, mais il est à remarquer que la cuticule n'a pas toujours le même caractère sur le piléus que sur le stipe.

Ainsi chez le *Collybia velutipes*, la cuticule piléique est visqueuse, tandis qu'elle est dense et velue sur le stipe. Le *Collybia conigena* a également sur le stipe une cuticule dense et velue, mais par contre une cuticule cellulaire monostrate sur le piléus, etc., etc.

Disons enfin que beaucoup de formes sont *nues*, c'es-à-dire dépourvues de toute espèce de cuticule, et que chez un nombre d'espèces non moins grand, la cuticule n'est qu'esquissée, c'est-à-dire à peine développée (*cuticula subnulla*) (*Marasmius acervatus*, *Dryophilus*, etc., etc.).

Une particularité fort intéressante, qui découle de l'étude comparative que j'ai faite de la cuticule et de l'hyménium, est la grande ressemblance qui existe entre la structure de ces deux couches. Chez une même espèce, on trouve généralement autant de couches à l'hyménium qu'on en trouve dans la cuticule.

Quoiqu'il existe un grand nombre d'exceptions à cette règle, il n'en demeure pas moins vrai que dans bien des cas les couches correspondantes ont une structure plus ou moins analogue. Ainsi, par exemple, l'*Hygrocybe læta* Pers., qui est caractérisé par un sus-hyménium visqueux et très large, tel qu'on ne le rencontre que chez quelques formes voisines, possède une cuticule visqueuse fort épaisse, et dans la jeunesse un épicutis composé de cellules claviformes qui correspond certainement à l'hyménium.

On peut en dire autant, *mutatis mutandis*, d'une foule d'autres Agaricinés dont je ne citerai encore que les *Russula alutacea* Pers., *ochroleuca* Pers., *emetica* Fr., *lepida* Fr., *Sardonia* Fr., *integra* L., *Collybia radicata*, *longipes*, *velutipes*, *conigena*, *plexipes*, etc., etc.

La cuticule de ces Champignons est développée comme un hyménium stérile dans lequel on reconnaît des éléments qui correspondent les uns aux paraphyses, les autres aux cystides, quand il en existe dans l'hyménium.

Ces derniers, que je nommerai *dermatocystides*, sont très caractéristiques. Ils ont toujours une forme identique ou au moins peu différente de ceux de l'hyménium. Les « poils » bien connus de la surface piléique du *Coprinus micaceus* et ceux non encore décrits de l'*Hygrocybe coccinella* Ehrenb., du *Marasmius* (*Mycena* Fr.) *cohærens*, *saccharinus*, etc., etc., sont autant d'autres exemples frappants du fait que je relève ici.

III. **Lamelles.**

§ 54. On a comparé avec raison les *lamelles* ou *feuillets* qui occupent la face inférieure du piléus de l'Agaric à une lame de couteau, et nommé, ici aussi, *tranche* (*acies*) leur bord libre, et *dos* (*dorsum*) la partie opposée à la tranche par laquelle elles sont soudées au piléus. On appelle encore, toujours pour la même raison, *pointe* l'extrémité périphérique de la lamelle et *base* celle située vers le stipe.

Les feuillets sont dits *libres* lorsqu'ils ne touchent pas le sommet du pédicule par leur base, *adnexes* lorsqu'ils sont adjacents à celui-ci, et *adhérents* lorsqu'ils y sont soudés par une partie plus ou moins large de leur base. On nomme enfin *demi-feuillets* ceux qui s'intercalent entre les anciens à la périphérie du piléus à mesure que celui-ci s'accroît marginalement.

§ 55. Ils se produisent fréquemment d'une manière très régulière, et sont disposés alors dans un ordre qu'on peut exprimer dans certains cas par 4. 3. 2. 1. 2. 3. 4. etc., si on les numérote par ordre de grandeur décroissante. D'autre fois leur disposition est 4. 3. 4. 2. 4. 3. 4. 1. 4. 3. 4. 2. 4. 3. 4. Ce cas est encore plus rare que le précédent, je ne l'ai remarqué jusqu'ici que chez le *Panæolus cinctulus* Bolt.

En général ils sont disposés d'après le type 3. 2. 3. 1. 3. 2. 3, ou encore plus souvent 3. 2. 1. 2. 3, ou même simplement 2. 1. 2. Quelques *Russula* n'ont même que des feuillets entiers (*R. alutacea*, etc.). Chez un plus grand nombre, ils sont enfin bifurqués une ou plusieurs fois, c'est-à-dire que les demi-feuillets sont soudés par leur base aux plus grands *Russulæ furcatæ*).

Je ferai remarquer cependant que ces dispositions sont loin d'être constantes, même chez un même individu. Il en résulte qu'elles n'ont qu'une valeur tout à fait secondaire. Déjà pour cette raison, l'essai que fit Otto (1) de classifier les Agarics d'après la disposition des lamelles, doit être considéré comme manqué.

§ 56. Quant au mode de développement des lamelles, que nous considérerons plus tard en détail, il a été l'objet d'une polémique qui a duré tantôt vingt ans entre Hoffmann et de Bary (2).

D'après mes observations, les lamelles doivent être considérées avec Hoffmann comme produites par le plissement

(1) Otto, *Versuch einer auf die Ordnung und stand der Lamellen gegründeten Anordnung und Beschreibung der Agaricorum*, Leipzig, 1816.

(2) *Bot. Zeitg*, 1859, p. 386.

d'une membrane hyméniale primitivement lisse. Je m'explique : les formes inférieures d'Agaricinés (voyez ce que l'on doit entendre par ce terme au § 30), telles que *Cantharellus* (*Craterellus* Fr.) *cornucopioides*, *C. tubæformis*, *Trogia crispa*, etc., ont un thalle d'une forme la plus simple possible pour un Agaric typique, c'est-à-dire en entonnoir. Le piléus n'est formé par conséquent que par l'élargissement du stipe. Or chez ces formes, l'étude comparative nous montre en effet un hyménium lisse (*Canthar. cornucop.*) qui se plisse peu à peu (*C. tubæformis*) et dont les rides deviennent de plus en plus saillantes (C. supérieurs) jusqu'à constituer de véritables lamelles (voy. la série A dans la partie systématique de ce travail).

Or il est fort intéressant de constater que tous les jeunes stades du *Cantharellus cibarius* (2 à 3 millimètres de haut) ont l'hyménium encore entièrement lisse, mais qui porte déjà des basidies et des spores normales (voy. pl. VII, fig. 3 de ce travail).

On voit donc que l'hyménium est primitivement lisse, au moins chez les espèces inférieures. Chez celles plus élevées en organisation, telles que le *Collybia oreades*, *Clitocybe gibba*, etc., les basidies n'apparaissent dans l'hyménium que lorsque celui-ci est déjà lamelliforme, et nous verrons dans un prochain chapitre que les lamelles des formes supérieures se différencient déjà à l'intérieur du primordium, et que les basidies n'apparaissent que fort tard et simultanément.

C'est pour cela que de Bary, qui n'avait observé que des jeunes stades d'espèces supérieures, opposait avec raison à Hoffmann que l'hyménium n'est jamais lisse. Je dis « avec raison » parce qu'en effet l'hyménium est lamellifère dès sa jeunesse chez les espèces que citait Hoffmann.

Ce que nous avons dit de la formation des lamelles explique pourquoi on rencontre les lamelles décurrentes chez les Agaricinés à thalle peu différencié, et pourquoi aussi ceux qui sont caractérisés par le fait contraire ont en général des lamelles libres.

En effet, une étude comparative des Champignons qui nous occupent, me fit arriver à ce résultat important, *qu'en général plus l'organisation d'un Agariciné est complexe, plus aussi ses lamelles sont libres, plus elles se développent de bonne heure, mais plus aussi leur fructification est tardive et simultanée; ceci implique le contraire pour les formes inférieures.*

Il ressort de ceci que, dans les cas douteux, on peut avoir recours avec succès à ces caractères pour se renseigner sur la place que doit occuper une forme donnée dans le système.

L'exactitude de ce grand fait ne peut pas être démontrée en peu de mots, mais j'ose me flatter qu'elle ressort avec évidence de l'étude attentive de la seconde partie de ce travail.

§ 57. Sous le rapport anatomique, les feuillets des Agarics se montrent toujours composés au moins de deux parties, ainsi que Léveillé l'a déjà indiqué en 1837 (1). L'une, qui constitue l'intérieur du feuillet, est appelée *trame;* l'autre, l'*hyménium* proprement dit, revêt entièrement la trame, à l'exception quelquefois de la tranche. Des auteurs plus modernes ont appelé enfin *subhyménium* la couche de tissu d'où surgissent les éléments de l'hyménium, parce qu'elle est souvent distincte de la trame.

On peut encore fréquemment distinguer deux autres couches étroites dans l'intérieur de cette dernière : l'une représente le plan médian du feuillet ; je la nommerai *médiostrate*. L'autre, qu'on peut appeler *hyménopode*, établit une communication entre la trame proprement dite et le subhyménium.

Ces deux couches sont constamment formées par les éléments fins et filiformes du tissu connectif. Elles ne sont typiquement développées que chez un petit nombre d'Agarics, mais on les retrouve indiquées chez un grand nombre d'entre eux.

Il est d'autant plus nécessaire que nous considérions maintenant en détail ces diverses parties des lamelles, qu'elles offrent d'excellents caractères pour la systématique et que

(1) Léveillé, *Mémoire sur l'hyménium* (*Soc. philom.*, 1837, p. 330).

jusqu'à présent, si l'on excepte l'hyménium et la trame des *Russula*, aucun auteur ne les a pris en considération.

I. TRAME.

§ 58. La trame des Agaricinés est toujours constituée, sauf de très rares exceptions (1), par des hyphés, qui au moins dans la jeunesse se détachent verticalement ou à peu près verticalement de la chair piléique.

Les éléments de la trame sont par conséquent à peu près parallèles entre eux, et apparaissent comme tels, aussi bien dans les sections perpendiculaires au rayon piléique que dans celles pratiquées dans l'épaisseur de la trame.

Heese a décrit il est vrai une autre structure (2) pour la trame des Lenzites, mais j'ai déjà fait observer dans le compte rendu que je fis de son travail (3) que cette prétendue structure était erronée. Je ne puis pas non plus accepter les déductions que fit cet auteur de ses recherches sur la trame des Agaricinés, mais je ne saurais ici continuer une polémique devenue unilatérale (4).

Je distinguerai donc chez les Agaricinés développés les types de trame suivants :

a. Trame emmêlée ou irrégulière (*trama permixta*). — Dont tous les éléments sont disposés sans ordre apparent, c'est-à-dire dans toutes les directions. Ils sont par conséquent irrégulièrement sinueux et entrelacés.

On rencontre ce type, chez les mêmes formes que les types *a* de piléus et de stipe, c'est-à-dire chez les *Lentinus*, *Lenzites*, etc.; on le retrouve cependant chez un grand nombre de *Russula* et chez quelques *Lactarius*.

(1) Je ne connais que l'*Omphalia scyphoides* Fr. qui ait une trame composée d'éléments parallèles à la tranche des lamelles. Cette singulière petite espèce appartient aux Lentinés ou plus probablement aux Xérotés.

(2) *Loc. cit.*, p. 6.

(3) *Bot. Zeitg*, 1884, p. 254.

(4) Cet auteur a malheureusement succombé il y a deux ans à une brève maladie.

b. Trame régulière (*trama regulariter contexta*). — Composée d'éléments très sensiblement parallèles entre eux, au moins dans la jeunesse du carpophore. Elle se trouve chez la grande majorité des espèces.

c. Trame bilatérale (*trama bilateraliter contexta*). — Dans laquelle la trame proprement dite est réduite par le développement extrême du subhyménium à un mince plan moyen (médiostrate) à partir duquel ses éléments se déjettent le plus souvent obliquement en ligne courbe vers l'hyménium.

Cette disposition est caractéristique pour les Hygrophores et les Amanites. On la retrouve, mais souvent moins typique, chez les *Paxillus*, les *Gomphidius* et certains *Galera*.

d. Trame inversée (*trama inversa*). — Dans ce type fort extraordinaire, les éléments de la trame du Champignon adulte, au lieu d'être dirigés, comme dans le type précédent, du médiostrate vers l'hyménium, dérivent au contraire du subhyménium, d'où ils obliquent vers le centre et la tranche du feuillet. Ce qu'il y a de très curieux, c'est que les tout jeunes exemplaires des Champignons qui présentent cette disposition ont une trame *régulière*, si j'en juge d'après le *Pluteus umbrosus* Pers. Ce n'est que plus tard que croissent les hyphés de la trame inversée des cellules du subhyménium ; tandis que ceux de la trame primitive semblent non seulement ne pas augmenter, mais se gélifier complètement (voy. pl. VI, fig. 3 de ce mémoire).

II. SUBHYMÉNIUM.

§ 59. Nous appellerons ainsi, seulement pour autant qu'elle est individualisée par son aspect, la couche sur laquelle repose l'hyménium et qui donne naissance aux éléments de ce dernier.

Ce qui caractérise surtout les hyphés du subhyménium par rapport à ceux de la trame, est le fait qu'ils n'augmentent relativement que fort peu de volume, pendant la période d'élongation des hyphés de la trame. La conséquence de ce

fait est que le subhyménium présente à peu près la même épaisseur dans tous les âges à partir de la jeunesse de l'individu, ce qui entraîne quelquefois une dislocation des hyphés de la trame (très évidente chez les *Lepiotæ proceræ* et le *Psalliota cretacea*).

Il y a cependant certains cas où les cellules subhyméniales grossissent beaucoup avec l'âge ; presque tous les *Nemataloma* et l'*Amanita cæsarea* ont un hyménium composé de cellules, beaucoup plus grandes dans le sinus des anciens feuillets, ce qui indique que ces dernières augmentent considérablement de volume chez ces espèces. Comme cette disposition ne m'a pas frappé autre part (je n'y ai été rendu attentif que tardivement), il est probable que ces cas constituent en effet des exceptions et non la règle.

Je distingue les quatre types de subhyménium suivants :

a. Subhyménium emmêlé (*subhymenium permixtum*). — Ses éléments sont filiformes, irréguliers et comme feutrés. On le rencontre chez les types inférieurs déjà tant de fois nommés.

b. Subhyménium rameux (*subhymenium ramosum*). — Composé d'éléments ramifiés sympodialement (au moins partout où j'ai recherché spécialement quel était le mode de ramification), qui ne sont en général que lâchement entrelacés et groupés le plus souvent en faisceaux corymbiformes.

Les éléments de l'hyménium naissent acropétalement sur ces branches sous forme de rameaux claviformes.

Ce type est le plus répandu. C'est aussi lui qui offre le plus de variétés, mais il est impossible de nous y arrêter.

c. Subhyménium visqueux (*subhymenium viscosum*). — Il a en principe la même structure que le précédent, mais ses cellules sont plongées dans un mucilage dérivant de la gélification de leurs parois (?).

Ce subhyménium est rare ; je ne l'ai constaté jusqu'ici que chez les *Hygrocybe læta*, *punicea* et *sciophana* Fr. (?).

d. Subhyménium celluleux ou pseudo-parenchymatique (*subhymen. cellulosum, s. pseudo-parenchymaticum*). — Ses cellules sont plus ou moins isodiamétriques et ordinaire-

ment serrées les unes contre les autres, comme les pierres d'un mur.

On le rencontre très ordinairement chez les espèces aqueuses à croissance rapide (formes supérieures) (tab. VI, fig. 1, S*h*). Il est bon d'indiquer quand il est monostrate.

Les types de subhyménium peu nombreux et intermédiaires entre ceux que je viens de citer peuvent, ici aussi, être facilement désignés en combinant les noms de ces derniers. C'est ainsi que le subhyménium représenté planche VI, figure 2 de ce travail, doit être appelé celluleux-rameux (*celluloso-ramosum*).

III. HYMÉNOPODE (Hymenopodium).

§ 60. Cette couche, quand elle existe, est interposée entre le subhyménium et la trame.

Elle est constamment composée d'éléments fins filiformes et assez densément entrelacés (tissu connectif). On le rencontre chez un grand nombre de Chromosporés et chez plusieurs Russules (voy. p. 325, fig. 1, *hp*). Elle n'est souvent qu'esquissée.

IV. HYMÉNIUM Pers. (syn. Fung. 1801).

§ 61. La structure typique de l'hyménium, découverte par Micheli (1), fut décrite exactement en premier lieu par Léveillé (2), qui en donna une interprétation conforme à la vérité. Il figura et donna leurs noms aux basidies et aux cystides, qui, il est vrai, avaient déjà été aperçus et figurés par Micheli et (au moins les cystides) par Bulliard (3), mais qui, vu l'imperfection des instruments d'optique d'alors, avaient été et étaient restés incompris.

(1) Micheli, *Plantarum genera*, Florentiæ, 1729, p. 117, tab. 65.

(2) Léveillé, *Recherches sur l'hyménium des Champignons* (*Ann. des sc. nat.*, 1837).

(3) Bulliard, *Histoire des Champignons de France*, 1784, p. 44, pl. XI, fig. 12 (6).

Plus tard, Montagne (1) appela *paraphyses* les cellules stériles de l'hyménium.

Nous allons étudier, en particulier, chacun des éléments de l'hyménium :

§ 62. *Paraphyses.* — Elles sont le plus souvent claviformes, et bondées de protoplasme dans leur jeunesse. Leur contenu devient beaucoup moins dense à mesure que les basidies mûrissent et fructifient ; à la fin, il ne reste plus qu'un résidu écumeux ou oléagineux. Hoffmann, de Seynes et plus récemment Heese ont nié la présence de paraphyses chez les Coprinaires ; mais, ainsi que je l'ai fait remarquer ailleurs (2), on ne connaît pas d'Agarics qui en soient vraiment dépourvus, et l'erreur dans laquelle sont tombés ces auteurs, provient de la grande ressemblance que les paraphyses ont avec les basidies chez ces Champignons. On n'a, en effet, qu'à examiner de vieux exemplaires de Coprinaires pour se convaincre de la présence des paraphyses. Il ressort de mes études comparatives sur l'hyménium que *les paraphyses sont en général d'autant plus courtes et grosses (isodiamétriques) que le Champignon est aqueux et élevé en organisation.*

Je me contenterai pour prouver ce que j'avance de renvoyer le lecteur à la partie systématique de ce travail, ne pouvant lui exhiber mes dessins.

Je remarquerai seulement ici que les *Cantharellus*, *Trogia*, *Schizophyllum*, *Panus*, *Pleurotus*, etc., ont tous des paraphyses claviformes très allongées, tandis que les *Galera* et les Mélanosporés ont, au contraire, des paraphyses presque ou tout à fait isodiamétriques.

§ 63. J'ai remarqué, en outre, que chez ces formes supérieures, les paraphyses sont beaucoup plus solidaires entre elles que chez les inférieures. Ceci ressort du fait que chez ces dernières il est facile de dissocier les paraphyses les unes des autres à l'aide d'une aiguille ou simplement d'une pres-

(1) Montagne, *Essai organographique sur les Champignons.*
(2) *Bot. Zeitg*, 1884, p. 255.

sion exercée sur le verrelet, tandis que les paraphyses de certains *Coprinus*, par exemple du *C. ephemeroides*, ne se laissent dissocier que par macération dans le liquide de Schulze.

Ce fait, joint à cet autre, que dans la jeunesse du Champignon, la couche hyméniale de beaucoup d'espèces donne la réaction du glycogène d'une manière uniforme avant que les basidies aient produit des spores, ces faits, dis-je, semblent indiquer que les paraphyses sont un lieu de dépôt de matières plastiques mis à portée des basidies.

Un certain nombre d'autres faits viennent appuyer cette manière de voir : ainsi les basidies, peu avant leur fructification, sont riches en glycogène, tandis que les paraphyses n'en contiennent que des traces (1), quoiqu'elles n'aient pas beaucoup augmenté de volume depuis leur jeunesse; de plus, il est remarquable que les paraphyses sont en général d'autant plus développées chez les formes à croissance rapide que le subhyménium est plus réduit et inversement, ce qui cadre bien avec le fait qu'a trouvé Errera, de l'émigration du glycogène dans les lamelles.

C'est ainsi que le *Stropharia semiglobata* Batsch, qui a un subhyménium moins développé que le *S. merdaria* ou que le *S. luteo-nitens*, a aussi de beaucoup plus grosses paraphyses que ces deux dernières espèces chez qui elles sont environ des deux tiers plus petites environ que les basidies. Il en est de même des *Panæolus*, au moins pour autant que nous les connaissons (onze espèces). Chez les *Coprinus* qui n'ont pas de subhyménium, les paraphyses deviennent souvent énormes et cubiques et offrent, en outre, comme nous l'avons dit plus haut, des connexités réciproques intimes. Enfin, chez les *Amanitopsis* où les basidies sont fort grandes, indépendantes et surgissent de la couche profonde du subhyménium, ces dernières sont très réduites et se distinguent à peine des cellules subhyméniales.

(1) Errera, *Sur le glycogène chez les Basidiomycètes*, Bruxelles, 1885, p. 29.

De Seynes (1) a considéré avec raison les paraphyses comme représentant des basidies stériles.

§ 64. *Cystides.* — Depuis Micheli (2) qui les découvrit, presque tous les auteurs qui s'en sont occupés ont émis une opinion différente à leur égard.

Micheli les considérait comme des fleurs stériles et sagement placées par le conseil de la nature sur les lamelles pour les tenir écartées. Corda, ayant vu les cystides de Russules éjaculer des corpuscules, les considéra comme des organes mâles et les nomma « pollinaires », nom qu'ils conservèrent encore longtemps après qu'ils eurent été nommés cystides par Léveillé (1837), car Phœbus (3) en 1842, et Hoffmann (1856) (4) les appelaient encore comme Corda.

D'après de Seynes (5), les cystides sont des basidies hypertrophiées qui servent à établir la communication entre les lamelles voisines. Brefeld (6), comme Micheli, voit dans les cystides des organes protecteurs des basidies. Luerssen (7) leur assigne la valeur morphologique de paraphyses. Van Tieghem (8) et plus tard de Bary (9) les considèrent comme des poils hyméniaux. Patouillard (10), enfin, les considère comme des organes excréteurs.

Ces opinions, si diverses qu'elles soient, sont toutes fondées sur des observations exactes. Seules les généralisations que l'on a faites peuvent être discutées.

Je ne m'arrêterai cependant point à un tel examen, attendu

(1) De Seynes, *Essai d'une flore mycologique de la région de Montpellier et du Gard*, Paris, 1863, p. 24.

(2) *Loc. cit.*

(3) Phœbus, *Ueber den Keimkörperapparat*, etc., 1842 (*Nova Acta Acad. cæsar. Leopoldino-carolinne. Bonnæ*).

(4) *Bot. Zeitg*, 1856. *Pollinarien und Spermatien von Agaricus.*

(5) *Loc. cit.*, p. 28.

(6) Brefeld, *Schimmelpilze*, III.

(7) Luerssen, *Pharmaceutische Botanik*, 1879, I, p. 291.

(8) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 1049.

(9) De Bary, *Pilze*, p. 326.

(10) Patouillard, *Hyménom. d'Europe*, p. 48.

que les faits suivants le rendent, me semble-t-il, inutile.

L'étude attentive d'un grand nombre de types de cystides ne peut laisser subsister aucun doute sur la valeur morphologique des cystides : ils doivent être considérés comme un terme moyen entre la paraphyse et la basidie. En effet, la forme la plus simple de cystide qu'on trouve par exemple chez le *Lentinus tridentatus* Secret. (= *cochleatus* F.?), dans le sinus des lamelles de l'*Amanita cæsarea*, chez le *Collybia arcuata* et souvent chez le *C. radicata*, représente simplement une paraphyse hypertrophiée, car elle est en tout point semblable à celles de ces espèces, et n'en diffère que par sa plus grande taille. Elle est très sporadique. Une forme un peu plus compliquée est constituée par le cystide conique, qui représente une basidie monostérigmatique dépourvue de spore. Ce qui le prouve bien, c'est que l'on trouve toutes les formes intermédiaires jusqu'à celle où ce cystide est surmonté d'une spore souvent monstrueuse, il est vrai, mais reconnaissable (voy. pl. VI, fig. 7, *k*, *l*, *a*, et fig. 1, *c*). Les cystides des *Pluteus* sont surtout fort instructifs. Leur corps est souvent exactement semblable à ceux des basidies de ces espèces, mais ils présentent à leur sommet des cornes déjetées en dehors, au nombre de deux, rarement de trois, le plus souvent de quatre. Dans le premier et le dernier de ces cas elles sont toujours opposées deux à deux (pl. VI, fig. 7, F). Il est évident que ces cornes ne sont autre chose que des stérigmates hypertrophiés. Le *Pluteus leoninus* est très intéressant sous ce rapport. Les cystides du seul exemplaire que j'aie trouvé de cette espèce offraient presque tous les degrés intermédiaires entre les basidies et les cystides. Une forme de ces derniers était surtout remarquable : elle représentait un cystide à parois minces qui portait à son sommet quatre boutons sphériques disposés en croix et munis d'un pédicelle épais, mais peu déjeté de côté.

Chez un autre cystide moins intéressant, mais fort remarquable, ces pseudostérigmates étaient irrégulièrement ramifiés.

§ 65. Il ressort de ce que je viens de dire que le cystide

doit son existence à une irrégularité des phénomènes qui président à la formation des basidies. Il s'ensuit que c'est probablement à une transformation partielle anomale des matières plastiques en matière turgorogène dans l'intérieur de la paraphyse que celle-ci acquiert la taille d'un cystide.

Les cystides sont, en effet, extrêmement turgescents.

Certains d'entre eux, par exemple ceux des Lactaires et des Russules, sont tellement bondés d'une substance analogue à la bassorine, qu'elles éclatent immédiatement lorsqu'on les met dans l'eau pure ou additionnée d'ammoniaque.

C'est même ce phénomène que Corda et plus tard Phœbus et Hoffmann ont pris pour une éjaculation spontanée de spermatozoïdes. En vérité ces derniers se réduisent à des gouttelettes produites par la dégénération du protoplasme du cystide.

Mais on peut, me semble-t-il, pénétrer encore plus avant dans les phénomènes intimes que nous offrent les cystides. Si l'on réfléchit un moment au fait que la substance turgorogène est parfaitement hyaline, et qu'elle ne se colore distinctement par aucune des matières colorantes qu'on emploie communément, qu'elle paraît enfin être de nature colloïde et, par conséquent, ne pas pouvoir suinter normalement à l'extérieur du cystide, on comprendra sans peine les phénomènes que nous offrent ces derniers si l'on songe, d'autre part, à une substance huileuse qui est également un produit de dégénération du protoplasme.

En effet, étant donné que le contenu du jeune cystide se scinde en deux substances principales, l'une colloïde et l'autre huileuse cristalloïde, nous aurons, si la transformation en substance colloïde commence en beaucoup de points du contenu à la fois, une émulsion de la matière huileuse, telle que nous l'observons par exemple dans les cystides des Lactaires (pl. VI, fig. 7, *i*).

Si la matière colloïde prévaut et ne se produit seulement que dans peu de couches superposées du cystide, nous aurons ce dernier comme cloisonné par la substance huileuse, chose

qu'on observe souvent chez les *Pluteus* et dans les paraphyses de beaucoup de Lactaires (pl. VI, fig. 7, *f*).

Si, comme cela arrive fréquemment, la matière huileuse s'est trouvée accumulée au sommet du cystide, elle sera pressée contre les parois du cystide par la substance turgorogène qui exerce sur elle une pression considérable. Telle est, à mon avis, la cause probable de l'épaississement des parois de beaucoup de cystides, comme aussi de la formation de ce corps singulier qu'Errera (1) a rencontré dans les cystides du *Stropharia æruginosa* et de l'*Hypholoma fasciculare* et que j'ai aussi observé dans ceux du *Pluteus leoninus*. Dans ce dernier cas, la substance huileuse a été pressée contre une vacuole, ou, ce qui me paraît moins probable, il s'est développé de la substance turgorogène à l'intérieur d'un grumeau de substance huileuse.

Le fait que, d'après Errera, ce corpuscule n'est pas biréfringent semble parler en faveur de notre thèse.

Enfin, si l'on se figure le turgor à l'intérieur du cystide très considérable, la substance huileuse étant cristalloïde filtrera de préférence à la colloïde, à l'extérieur du cystide, ce qui explique pourquoi beaucoup de cystides sont couronnés par des petits cristaux (fig. 7, *g*, *h*) (*Inocybe piriodora*, *affinis*, *erythrescens*, *obscura*, *circinnata*, *calospora*, etc., etc.) et pourquoi d'autres, comme par exemple ceux des *Mycenæ puræ*, du *Pholiota terrigena*, du *Pleurotus geogenius* (fig. 7, *d*), etc., sont recouverts d'une agglomération de gouttelettes huileuses transsudées à l'extérieur et maintenues par une masse connective incolore. Cette dernière, qui fait paraître les cystides souvent terminés par une grosse sphère lorsqu'on les examine dans l'air ou dans la glycérine alcoolique, se gonfle immédiatement dans l'eau en éparpillant les globules huileux qu'elle contient. Cette substance hyaline n'est probablement pas autre chose que la substance turgorogène du cystide, transsudée elle aussi à l'extérieur grâce à une désorganisation

(1) Errera, *Sur le glycogène chez les Basidiomycètes*, p. 12.

locale des parois du cystide qui accompagne très généralement ce phénomène. Remarquons en passant un fait qui ne doit pas nous occuper davantage ici, soit : que les granules huileux sécrétés par les cystides sont susceptibles de se transformer en cristaux ou en vésicules, qui prennent souvent exactement la forme de basidiospores. Ces « spores », que je nommerai pour cette raison « pseudospores », avaient déjà été entrevues par Phœbus ; mais, vu les méthodes d'observation de cette époque, cet auteur n'a pas suivi comme moi toutes les phases de cette métamorphose qui s'opère *à l'intérieur* du globe de substance hyaline transsudée à l'extérieur. Je me réserve de continuer mes études sur ce point et c'est pour cette raison que je n'en dirai pas davantage ici.

Il ressort de ce que j'ai dit jusqu'ici sur les cystides qu'il est irrationnel de les considérer avec Patouillard comme des organes d'excrétion, et qu'ils ne sont que par hasard des poils protecteurs de l'hyménium. Quant à l'hypothèse de de Seynes, elle ne s'applique qu'aux cystides des *Coprinus* qui pénètrent dans le feuillet vis-à-vis. Il se peut dans ce cas exceptionnel qu'ils établissent en effet un pont entre les diverses lamelles pour le courant aqueux, mais l'hypothèse de Micheli me paraît plus probable.

Le fait que les cystides en général et ceux de l'*Agaricus lacrymabundus* Bull. en particulier sécrètent de l'eau en abondance n'a rien d'étonnant, vu le turgor considérable qui existe dans leur intérieur. Chez ce dernier Agaric, il se pourrait même qu'il y ait déjà une disposition de ces organes à devenir de vrais organes d'excrétion, dans le sens de Patouillard.

La connexité des cystides de certains Agarics relevée par P. Corda, Boudier et Patouillard avec de certains hyphés du thalle, n'est pas un fait constant. Dans une même coupe de lamelles d'un *Pluteus* ou d'un *Russula*, certains cystides présentent cette particularité et d'autres surgissent simplement d'une cellule subhyméniale ordinaire.

La forme et la présence des cystides sont le plus souvent caractéristiques pour les espèces, quoiqu'elles varient beau-

coup. Afin d'éviter les répétitions, je renverrai le lecteur à la légende des planches de ce travail où j'ai établi un certain nombre de types de cystides.

§ 66. On doit se garder de confondre avec les cystides les « poils hyméniaux » qu'on rencontre chez beaucoup d'Agarics surtout sur la trame (*Panæolus*, *Naucoria*, etc.). Ce sont des hyphés formés le plus souvent par l'élongation d'un élément quelconque de l'hyménium (y compris les jeunes spores), généralement par suite d'une très grande humidité du milieu. A cette catégorie appartiennent les hyphés qui portent des « spores » rudimentaires ou monstrueuses, qui forment les pustules des feuillets du *Pleurotus glandulosus* et le toupet de poils central du *P. craterellus*, etc.

§ 67. *Basidies.* — La cellule mère des spores des Basidiomycètes et des Agaricinés en particulier est composée à l'état adulte de trois parties : 1° le *corps* de la basidie, ou *basidie* proprement dite ; 2° d'un certain nombre d'appendices (2-6, ordinairement 4) en forme de corne situés à son sommet, les *stérigmates ;* enfin, 3° d'acrospores qui surgissent isolément au côté extérieur de la pointe de chaque stérigmate.

Nous étudierons ces trois parties, chacune séparément.

§ 68. 1° *Basidie.* — Nous avons vu à propos des cystides et des paraphyses quels sont les rapports qui existent entre ces trois éléments constitutifs de la couche hyméniale.

Nous nous bornerons donc à remarquer ici que chez les espèces inférieures, les basidies ont le plus souvent la même forme et la même grandeur que les paraphyses, tandis que chez les types d'Agarics supérieurs, les paraphyses étant modifiées, la forme de ces deux éléments est fréquemment très différente.

Celle des basidies offre, en général, pour le moins autant de types différents que celle des cystides. Comme pour ces derniers nous renvoyons le lecteur à l'explication de nos figures, où nous avons fixé les principaux d'entre eux par des noms.

La forme et la taille relative des basidies étant ordinairement très caractéristique pour les espèces, çà et là aussi pour des groupes d'espèces et des genres, il est tout à fait nécessaire qu'on en tienne compte dorénavant dans les diagnoses.

En général on peut appliquer aux basidies ce que nous avons dit plus haut des paraphyses, soit qu'elles aussi ont la tendance de devenir d'autant plus isodiamétriques que le Champignon est aqueux et a une organisation élevée. Quant à leur taille absolue, elle varie très fortement même chez un même individu. Beaucoup de *Coprinus* (1) ont même deux sortes de basidies : les unes courtes, à peine plus hautes que les paraphyses, les autres très émergentes. Le fait que l'on trouve fréquemment dans les hyméniums un peu vieux de ces brachybasidies dépourvues de *plasma*, qui ont évidemment produit des spores, éloigne le doute qu'il s'agisse ici (au moins partout) de basidies encore jeunes.

Il est très utile d'indiquer dans les descriptions, la taille moyenne des basidies, mais il ne faut pas obtenir cette dernière, comme Heese l'a fait, en prenant la moyenne arithmétique des dimensions extrêmes que l'on rencontre, car on risque fort d'obtenir une dimension moyenne qui n'est celle d'aucune basidie ou au moins du plus petit nombre d'entre elles. Ici, comme ailleurs dans des cas semblables, il convient de considérer comme taille moyenne d'une cellule, d'un organe, etc., celle qui est la plus fréquente.

Il est utile de distinguer quatre parties dans la basidie : le *pied* (partie inférieure) ; le *corps* (région moyenne) et la *pointe* (région supérieure). On a enfin appelé *sommet* de la basidie, la partie située entre les stérigmates.

§ 69. 2° *Stérigmates*. — Ils existent presque toujours, et sont en général au nombre de quatre opposés deux à deux au sommet de la basidie.

Je n'ai rencontré jusqu'ici des basidies sans stérigmates que

(1) *C. micaceus* Bull., *lagopus* Fr., *ephemeroides* Fr., *oblectus* Bolt., etc.

chez le *Psathyra cernua* Hoffm. (?) et le *P. corrugis* Pers. ainsi que chez les *Coprini* véliformes ; tous ont des basidies subsphériques.

Les plus longs stérigmates ne se rencontrent pas chez les basidies les plus longues, mais chez celles du *Laccaria amethystina*, où ils sont à peu près aussi longs que la basidie, qui est de taille moyenne. En général le stérigmate n'est guère plus long que la spore (ce n'est que dans le cas exceptionnel que je viens de citer qu'il est trois fois plus grand) ; il est d'autant plus courbé et déjeté en dehors que le sommet de la basidie est convexe (*Panæolus*, certains *Lepiota*, *Russula*, *Amanitopsis*, etc.).

Les basidies à deux stérigmates sont rares. Elles sont caractéristiques, pour l'*Hygrophorus agathosmus*, l'*Hygrocybe conica*, le *Mycena tenerrima*, le *Pholiota togularis* et espèces voisines, le *Tubaria conspersa*, etc.

D'autres espèces (*Pleurotus reniformis*, plusieurs *Lepiota*, etc.), en ont à titre d'exception, quelques-unes mélangées aux autres basidies tétrasporiques.

Les basidies tri- et hexastérigmatiques sont rares. Les premières peuvent dériver de basidies 4-stérigmatiques par l'avortement d'un stérigmate (ces derniers se trouvent alors nécessairement placés au sommet des angles d'un triangle isocèle) ou se former suivant un plan ternaire primitif ; dans ce cas ils se trouvent être équidistants (*Cantharellus cornucopioides*, *C. cinereus*).

Les basidies hexastérigmatiques doivent être considérées comme dérivées de ces dernières par dédoublement. En effet, je n'ai rencontré ces deux sortes de basidies que chez les *Cantharellus cibarius*, *aurantiacus* et *japonicus* (nouvelle espèce rapportée du Japon par le docteur Döderein).

On remarque alors constamment que *la grandeur des spores est en raison directe du nombre de stérigmates*. Ainsi dans le *Cantharellus japonicus* les spores des basidies hexastérigmatiques étaient toutes de moitié plus *minces* que celles des basidies tristérigmatiques ; les basidies bistérigmatiques de

beaucoup d'espèces produisent des spores du double plus grosses que celles de leurs basidies 4-stérigmatiques.

Les basidies mono- et pentastérigmatiques doivent être considérées, au moins les premières, comme des cas tératologiques, car elles sont fort rares et ne sont pas constantes.

Les secondes ne se forment que par avortement d'un sixième stérigmate. C'est pour cette raison qu'il serait fort intéressant de confirmer l'observation de Voglino (1) d'après laquelle le *Mycena lineata* possèderait 3-5 stérigmates à sa basidie, car ce fait viendrait, lui aussi, confirmer les idées que j'ai émises dans la seconde partie de ce travail sur les affinités naturelles des Mycènes.

Je dois cependant remarquer que j'ai toujours trouvé quatre stérigmates aux basidies de cette espèce.

Quant aux basidies monostérigmatiques, nous en avons déjà parlé à propos des cystides (§ 65).

§ 70. 3° *Spores.* — L'acrospore des Agarics est toujours monocellulaire. Elle se produit, comme je l'ai déjà dit, latéralement en dehors au sommet du stérigmate. Ce fait, auquel il ne me paraît pas qu'on ait attaché de l'importance jusqu'à présent, est au contraire très caractéristique pour les Hyménomycètes. Aucun de ceux que j'ai étudiés jusqu'ici n'a fait exception à cette règle (2), tandis que tous les autres Basidiomycètes qu'on connaît, tant Gastéromycètes que Trémellinés, Phalloïdés et Hyménogastrés, produisent leurs spores vraiment par dilatation apicale du stérigmate dans l'axe de ce dernier. Seuls les *Exobasidium Rhododendri* et *Vaccinii* produisent les leurs latéralement *en dedans* au sommet du stérigmate.

§ 71. La formation des spores des Agarics est un thème difficile et qui demande un travail analytique spécial.

Pendant longtemps on a cru, en particulier pour les

(1) Saccardo, Cuboni et Mancini, *Sylloge Fungorum*, vol. V, p. 259.

(2) Même chez les Coprinus, où, ainsi que de Bary l'a remarqué, la spore paraît être exactement terminale, on peut se convaincre que celle-ci est déjetée un peu en dehors dans l'extrême jeunesse.

Coprinus, que les spores se formaient à l'intérieur de la basidie, même par quatre rangées (1), malgré les figures de Micheli, qui étaient là pour indiquer le contraire. Depuis Léveillé, de Bary (2) et Strasburger (3) sont les seuls qui, à ma connaissance, aient approfondi la question.

Les quelques observations que j'ai faites dans ce sens me permettent tout au plus de douter que le schéma que Strasburger a donné pour la division des noyaux chez les *Russula* et leur participation à la formation des spores puisse être appliqué aussi aux Mélanosporés et aux Rhodosporés. D'après cet auteur, le noyau de la basidie se diviserait en huit noyaux secondaires, tandis que la basidie pousse les stérigmates et les spores, puis les noyaux émigreraient deux par deux, dans chacune des quatre spores, en s'amincissant à leur passage dans le stérigmate.

Il m'a paru que chez les *Panœolus* et *Leptonia*, le nombre des noyaux secondaires est bien supérieur à huit. J'espère que l'étude du matériel que j'ai récolté dans ce but me permettra d'éclaircir la question.

§ 72. Comme il est absolument nécessaire qu'on décrive à l'avenir les spores plus exactement qu'on ne l'a fait jusqu'ici, je vais faire part d'un certain nombre de considérations qui seules permettent de décrire la forme de la spore d'une manière à la fois claire, précise et succincte.

La spore des Agarics, comme aussi celle des autres Hyménomycètes, dès qu'elle n'est pas sphérique, a un *sommet*, une partie moyenne ou *médioparte*, et un point d'attache que Corda a nommé *hile*. De plus, elle est toujours divisée en deux moitiés symétriquement identiques par le plan (plan médian) qui passe par le grand axe de la basidie et le hile, tandis qu'elle est toujours bâtie dorsiventralement, c'est-à-dire qu'un plan

(1) Brongnart, *Essai d'une classification naturelle des Champignons*, 1825, p. 90.

(2) De Bary, *Pilze*, p. 68. (J'ai toujours cité ainsi la deuxième édition de cet ouvrage.)

(3) Strasburger, *Botanisches Practicum*, Iéna, 1884, p. 427.

perpendiculaire au plan médian, passant aussi par le hile et le sommet de la spore, divise cette dernière, quand elle n'est pas exactement sphérique, en deux parties plus ou moins inégales, souvent même fort différentes.

J'appellerai *dos* la partie de la spore tournée vers le centre de la basidie, et *ventre* celle tournée vers l'extérieur; le *profil* de la spore sera toujours entendu dans ce travail comme étant la périphérie de celle-ci dans le plan médian, tandis que les indications de contours sporiques qui ne se rapportent pas expressément au profil seront entendues s'appliquer à la *silhouette* ventrale, soit à celle de la spore vue de face.

Certaines spores se laissent diviser en deux moitiés symétriquement égales par un nombre moindre ou plus considérable de plans, mais elles sont plutôt rares.

C'est ainsi que les spores du *Clitopilus Orcella* (qui sont fusiformes, à section transversale hexagonale) et celles du *Claudopus variabilis* (?) (fusiformes, à section transversale octogonale) ont une section transversale actinomorphe, tandis que les spores de tous les autres Rhodosporés (*Pluteus*, *Volvaria* et *Annularia* (?) excepté) sont susceptibles d'être divisées en deux parties symétriquement égales par des plans latéraux ou rarement antéro-postérieurs, inclinés sur les deux principaux mentionnés plus haut, ou uniquement par le plan médian. Il ressort, en effet, de mes recherches à ce sujet, le fait fort intéressant que, malgré l'apparente diversité de forme des spores des *Entoloma*, *Leptonia*, *Nolanea* et *Eccilia*, elles se laissent toutes ramener à un schéma géométrique fort simple. Les spores de tous ces Champignons sont, comme l'on sait, anguleuses ou gibbeuses, ce qui les fait paraître irrégulières, mais cette irrégularité n'est qu'apparente. L'étude attentive de ces spores montre que toutes leurs bosses occupent une certaine position par rapport aux autres, disposition qui peut être exprimée par celle des angles solides d'un prisme trièdre droit ou oblique, dont une de ses bases serait surmontée d'une pyramide également trièdre (pl. VI, fig. 5). Le sommet de la pyramide correspond au sommet de la spore,

une des faces du prisme à la face ventrale de celle-ci, et, par conséquent, l'arête opposée au dos de la spore, qui se termine inférieurement par le hile; celui-ci est fréquemment étiré. Il en résulte, par conséquent, sept bosses, dont deux de chaque côté de la face ventrale, une au sommet de la spore et une aux deux extrémités de l'arête dorsale (voy. pl. VI, fig. 5).

Quoique, comme je l'ai dit plus haut, les spores de tous les Goniosporés rhodospores que je connais (environ cinquante espèces) se rapportent à ce type, elles ont des aspects très différents, non seulement suivant comme elles se présentent, mais encore par le fait que ces bosses peuvent être plus ou moins aplaties, hypertrophiées, réduites ou même dédoublées.

C'est ainsi que chez le *Leptonia atrocyanea*, les bosses supérieures de la face ventrale de la spore sont beaucoup plus grandes et proéminentes que les inférieures de cette face. Celles du *Leptonia serrulata* ont, par contre, la face ventrale de la pyramide apicale souvent très développée, tandis que la face ventrale du prisme et sa propre base sont très réduites et forment un angle dièdre très ouvert.

D'autre part, l'aplatissement du sommet de la pyramide peut aller jusqu'à la faire disparaître complètement; il ne reste, par conséquent, que le prisme fondamental (spores du *Nolanea proletaria*, pl. VI, fig. ζ).

Quant aux spores en étoile, on peut se les figurer dérivées facilement du prisme fondamental. En effet, si l'on compare les figures ε et ζ de notre planche, on voit que l'unique différence réside en ce que la bosse dorsale *g* de la spore s'est dédoublée en *g* et γ', tandis que les deux bosses *a* et *b*, supérieures ventrales se sont réunies en une bosse unique $a + b$.

Un tel dédoublement pourrait aussi bien avoir lieu dans les spores (allongées) du *Leptonia nefrea*, *anatina* Lasch. et *atrobadipes* Secret. (?); leurs bosses sont peu saillantes, et la membrane de la spore apparaît de profil simplement ondulée. Feraient-elles exception à la règle? Cela me paraît d'autant moins probable que certains de mes dessins montrent les

angles de ces spores distinctement coupés. N'ayant malheureusement pas conservé ces espèces (chose dont on se repent toujours), je ne puis trancher la question. Quant aux spores du genre *Clypeus* de Britzelmeyer (*Inocybe* Fr. *pro parte*), elles me paraissent aussi pouvoir être ramenées à la même forme fondamentale; mais le nombre des bosses est ici bien plus considérable, et il n'est pas facile de pouvoir se prononcer à leur égard.

Quant aux nombreuses formes que présentent les spores à deux plans de symétrie, elles doivent être réparties en un certain nombre de types, que j'ai représentés à la planche VI, et qui sont indiqués dans l'explication de ces figures. Je n'ajouterai ici que quelques considérations de caractère général.

Il convient de distinguer, dans le *profil dorsal* (par opposition au *profil ventral*, soit la moitié ventrale du profil), deux sortes de dépressions qui sont caractéristiques souvent pour des groupes tout entiers. Beaucoup de spores d'Agaricinés ont, en effet, au-dessus du hile, une petite dépression très sensible dans le profil. Je la nommerai *dépression hilaire* (*depressio hilaris*). Elle s'étend au maximum jusqu'au milieu du dos de la spore (*Lepiota sistrata* Fr., pl. VI, fig. 5, K). Dès qu'elle dépasse cette limite, elle s'étend alors jusqu'au sommet du profil dorsal, et constitue ce que je nomme *dépression dorsale* (*depressio dorsalis*).

Quant à la structure de la spore des Agaricinés, je crois ne pas me tromper en disant qu'elle est restée incomprise.

Sans me lancer dans des polémiques scientifiques, je vais simplement exposer le résultat de mes recherches, car les mycologues, que cela intéresse en première ligne, sont aussi à même que moi d'apprécier la divergence de mes opinions de celles admises jusqu'ici.

§ 73. Chez la majeure partie des Agaricinés leucosporés, la membrane de la spore est *simple*. On ne l'aperçoit le plus souvent que comme un halo très étroit autour de la spore lorsqu'on observe celle-ci dans l'eau, mais il est très facile de la mettre en évidence en plasmolysant la spore. On s'aperçoit,

par ce moyen, qu'elle est plus épaisse chez les espèces supérieures (voy. § 30). Elle se colore toujours beaucoup moins fortement que le protoplasma par les couleurs à l'aniline, cependant le bleu de méthylène et surtout la vésuvine la colorent distinctement. L'iode en solution alcoolique ou ioduro-potassique la jaunit en général assez fortement. Certaines spores, telles que celles des Russules (1), deviennent d'un bleu ou d'un rouge vineux assez intense par l'iode simple, ou quelquefois seulement par l'addition d'acide sulfurique. — L'observation attentive des spores échinulées des *Russula*, des *Laccaria* et des *Lactarius*, au moyen d'un objectif à immersion et à correction (n° 9, Hartnack), lorsqu'on les fait gonfler par l'acide sulfurique montre que les aspérités de la membrane lui appartiennent vraiment et de plus qu'elles sont vides. On voit fréquemment, chez les *Russula*, en employant cette méthode de gonflement pour la spore, de petites gouttelettes huileuses cheminer dans ces aspérités et sortir enfin à leur extrémité. Il est très difficile de se convaincre que la membrane de ces spores échinulées est simple; j'avoue que je n'ai pu en être certain qu'en colorant de fines coupes de spores incluses dans de la gélatine.

Lors de la germination, le tube germinatif n'est primitivement qu'une expansion locale d'un certain point de la membrane sporique; en d'autres termes, la membrane du tube germinatif ne représente pas une expansion de celle d'un endospore qui transpercerait la membrane évidente de la spore, mais elle est en directe continuité avec cette dernière (2), au moins si j'en juge d'après les spores du *Mycena tenerrina* B., dont j'ai étudié spécialement la germination. En plasmolysant la spore avant qu'elle ait germé, on s'aperçoit, en

(1) Je l'ai remarqué chez un grand nombre de *Russula*, mais non chez tous. Les *R. alutacea*, *esculenta*, *sardonia*, *vesca*, *elephantina*, offrent cette réaction plus ou moins typique; d'autres, tels que les *R. lutea*, *chamæleontina*, etc., ne bleuissent pas dans l'iode, mais prennent une teinte vieil or. J'ai vague souvenance qu'Errera a indiqué quelque part cette réaction, mais je ne retrouve pas le passage.

(2) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 471.

outre, que la membrane est revêtue, à l'intérieur, d'une callosité aux endroits d'où sortiront les tubes germinatifs. La majorité des spores n'ont qu'une de ces callosités (tout à fait invisibles sans la plasmolysation) au sommet de la spore, d'autres en ont encore une située vers le sommet du profil ventral ou bien même au hile.

Chez la majeure partie des Agarics chromosporés et chez certains leucosporés, le tégument sporique est double; mais, ce que l'on a pris jusqu'ici pour l'exospore, est en vérité l'endospore. Ceci ressort du fait que si l'on traite les spores des Mélanosporés, par exemple par des substances colorantes telles que le bleu de méthylène et la vésuvine (le violet, le rose bengale, la fuchsine donnent de moins bons résultats), on aperçoit très distinctement une couche périphérique colorée autour de la spore. Cette couche, qui s'épaissit en papille au-dessus du pore apical (dont plusieurs spores sont pourvues) est surtout évidente dans les coupes de spores incluses dans la gélatine colorée; la gélatine se colorant plus intensivement que cet exospore, on aperçoit ce dernier comme un halo plus clair entourant la spore. Dans ces coupes, on remarque, en outre, que la couche plus dense qui revêt intérieurement la membrane naturellement colorée, n'est autre chose que la couche membraneuse (1) (*Primordialschlauch* des auteurs allemands) du protoplasma, car elle se colore intensivement, comme le reste du contenu protoplasmique de la spore.

Si cette structure est assez difficile à distinguer nettement chez les Chromosporés, elle est très évidente dans les grandes spores du *Lepiota procera*. Ici l'endospore est très épaissi et se détache même souvent de l'exospore (au moins dans des spores conservées dans l'herbier) ; ce dernier est rendu d'autant plus évident qu'il a, lui aussi, une certaine épaisseur et qu'il est plutôt dense. L'étude comparative de la spore des *Lepiota*

(1) O. Kihlmann (*Zur Entwikelungsgeschichte der Ascomyceten*, Helsingfors, 1883, p. 9) a fait une observation identique sur les spores du *Melanospora parasitica*.

est très intéressante et instructive. Les *L. acutesquammosa* et *naucina* ont encore un endospore très distinct, mais déjà il est douteux chez le *Lepiota clypeolaria;* certains exemplaires en ont un, d'autres paraissent n'avoir qu'une couche membraneuse de protoplasme qui n'accompagne souvent qu'en partie le reste du protoplasme lorsqu'on plasmolyse la spore. Ce fait montre que l'on doit considérer l'endospore comme représentant une couche membraneuse épaissie et durcie. Ceci explique pourquoi elle se prolonge en s'atténuant jusque dans le hile.

Lors de la germination de la spore des Mélanosporés, la vessie qui se forme au-dessus du pore germinatif ne provient pas d'un endospore situé à l'intérieur de la membrane pigmentée, mais vraiment de la substance qui bouchait le pore germinatif (situé dans l'épaisseur de celle-ci), qui distend l'exospore incolore.

En somme, la membrane pigmentée des Chromosporés (les Goniosporés Quel. exceptés) est l'endospore; il est recouvert par un exospore incolore (1).

Chez les Chromosporés, les sculptures de la membrane sont, autant que j'ai pu le discerner à l'aide des méthodes indiquées ci-dessus, toujours produites par l'endospore pigmenté. Chez certains Cortinaires (*Phlegmacium pansa* et espèces voisines), il ne s'épaissit souvent qu'après la chute de la spore, comme on peut s'en convaincre en comparant des spores restées dans la cortina et d'autres fraîchement tombées. Il est important de prendre garde à cela lorsqu'on décrit les qualités des spores en vue de la systématique.

Quant au hile dont nous n'avons point encore parlé, il peut n'être représenté que par un léger renflement de l'exospore et c'est précisément parce qu'il est une formation exosporique

(1) La structure et le développement des spores à double membrane des Agaricinés est parfaitement identique en principe à celle que j'ai décrite pour les macrogonidies de l'*Hypomyces Leotiarum* nob. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. II, pl. III, p. 53). La figure 10 de cette planche est un véritable schéma des acrospores à endospore des Agarics.

qu'il est toujours hyalin. En effet, ce n'est que dans quelques cas qu'il est assez vaste pour permettre à l'endospore de s'y épaissir assez pour qu'il puisse être remarqué. Le *Schinzinia pustulosa* nob., rapporté d'Afrique par le Dr Schinz, est la seule espèce qui ait, à ma connaissance, les parois du hile doublées par un endospore épais.

Je puis d'autant mieux passer sous silence le peu que l'on sait sur la constitution chimique de la membrane et du contenu sporique des Agarics que cela rentre plus ou moins dans le domaine de la physiologie de ces plantes (1).

PROJECTION DES SPORES

§ 74. Lorsqu'on dépose délicatement sur ses feuillets un chapeau d'Agaric sur un papier de couleur différente de celle de ses spores et l'isole en le recouvrant d'une cloche, on peut s'assurer au bout de quelques heures que les spores sont tombées jusqu'à 1 ou 2 centimètres, souvent même davantage en dehors de sa projection horizontale.

Ce fait, et l'observation microscopique directe du phénomène, démontre que les spores sont projetées avec une certaine force qui, dans bien des cas, doit être très considérable.

D'après Brefeld (2), les spores seraient projetées par le liquide qui s'échappe violemment des pointes des quatre stérigmates d'une basidie lorsqu'elles éclatent à la fois. Zalewski (3) confirme en principe les observations de Brefeld : tous deux virent un jet de liquide suivre la spore et conclurent de cette observation, comme aussi de l'affaissement de la basidie qui se produit constamment, que la pointe des stérigmates s'est perforée, et a laissé échapper le liquide. Aucun

(1) Voy. au reste : de Bary, *Pilze*, p. 112. — Errera, *loc. cit.*, p. 49. — Hoffmann, *Jahresber.*, 1861.

(2) Brefeld, *Schimmelpilze*, III, p. 65, deuxième remarque.

(3) Zalewski, *Ueber Sporenabschnürung und Sporenabfallen bei Pilze* (*Dissert. Inaug.*), Strasbourg, 1883.

de ces deux auteurs n'a cependant, malgré leurs recherches, pu apercevoir ce trou apical des stérigmates.

D'après mes observations sur le *Galera tenera*, il me paraît plus que probable que la pointe du stérigmate ne se perfore pas. J'ai vu très distinctement que le jet de liquide qui paraît projeter la spore provient non pas directement de l'intérieur du stérigmate, mais d'une goutte d'eau que l'on voit se former à la base du hile et disparaître lorsqu'elle a atteint une certaine grosseur, parce qu'elle arrive à toucher l'exospore qui est humide et qu'elle se répand à la surface de la spore opposée à l'observateur. On conçoit que lorsque la spore est projetée, évidemment par liquéfaction de la couche moyenne de la cloison basilaire du hile et distension subite des couches marginales de cette dernière, qui appartiennent l'une à la pointe du stérigmate, l'autre au hile; on conçoit, dis-je, que la goutte de liquide adhérente à la spore doive se séparer de celle-ci en vertu de son inertie. Telle est, selon moi, la véritable explication du phénomène, qui explique ce que mes devanciers n'ont pu expliquer, soit : 1° que les spores puissent être projetées l'une après l'autre dans de brefs intervalles, chose que Zalewski et moi nous avons observée maintes fois; 2° que les stérigmates ne soient pas perforés à leur pointe, qui paraît toujours plus pointue quand ils ont projeté leurs spores; 3° ce que signifie la goutte de liquide que Brefeld a vue demeurer sur le stérigmate. En effet, pour peu que ce dernier soit humide à sa surface, la goutte de liquide qui sort du hile s'étendra en partie sur le stérigmate et non exclusivement sur la spore.

Quant à l'affaissement de la basidie, c'est un phénomène qui est dû très probablement à une contraction du protoplasme de celle-ci par suite de l'irritation produite par l'augmentation de volume subit qu'éprouve la basidie et surtout du choc occasionné par la distention rapide de la cloison hilaire.

CHAPITRE III

CHLAMYDOSPORES, MICROCONIDIES ET GEMMES

§ 75. Les basidiospores sont les seules gonidies des Agarics dont on ait constaté la germination dans un certain nombre de cas. Certaines espèces possèdent cependant d'autres spores, mais jusqu'ici on ne les a vues germer que très rarement. Il se peut au reste qu'elles aient perdu, ou non encore acquis, la faculté de germer.

§ 76. De Bary a nommé *chlamydospores* les gonidies des espèces de *Nyctalis*. Elles se produisent chez le *N. asterophora* en général terminalement au bout des hyphés de la surface du piléus. Les lamelles de cet Agaric ont des spores et un hyménium normaux. Chez le *N. parasitica*, par contre, la production des chlamydospores envahit les lamelles qui deviennent fort épaisses et ressemblent aux rides hyméniales des *Cantharellus*. Ce dernier Agaric n'a ni hyménium, ni basidies et n'a, par conséquent que la forme d'un Basidiomycète. Ses chlamydospores se produisent le plus souvent intercalairement dans ses hyphés.

Les figures que j'ai données de ces conidies à la planche VI (fig. 8), me dispensent d'en donner une description complète. Je me bornerai à remarquer que sauf celles de la surface piléique du *Clitocybe candicans* qui ont un cachet rudimentaire (fig. 8) (elles ne tombent pas et n'ont pas d'endospore), toutes les chlamydospores se forment de la manière suivante : le protoplasme s'accumule dans certains hyphés et afflue vers une partie quelconque de ceux-ci. Cette partie se sépare alors de ses voisines par des cloisons et se renfle ; quelquefois même elle produit des aspérités à sa surface (*Nyctalis asterophora*, fig. 8, *e*). C'est seulement alors que le protoplasme se rassemble de nouveau au centre de cette cellule et sécrète un

(1) De Bary, *Bot. Zeitg*, 1859, p. 385; *Pilze*, p. 360, où il discute aussi l'opinion de Tulasne (*Ann. sc. nat.*, XIII, p. 5) sur les chlamydospores de *Nyctalis*.

endospore fort épais, souvent même stratifié (fig. 8, *c*). Ce mode de développement s'applique non seulement aux chlamydospores de *Nyctalis*, mais aussi à un certain nombre d'autres que j'ai découvertes chez les Agaricinés. Je reproduis ici (fig. 8, *d*) celles qui recouvrent en grand nombre le stipe du *Lentinus tridentatus* Secret. (= *cochleatus* Pers. ?). Elles sont d'un brun noir foncé. Le *Collybia cirrhata* a également sur le stipe des chlamydospores semblables, mais elles sont de forme beaucoup plus irrégulière et ne sont pas étirées à leur base. Lorsqu'elles sont bien développées, elles ressemblent à s'y méprendre aux basidiospores du *Nematoloma sublateritia* Karst. J'en ai rencontré de très semblables aussi sur le stipe du *Marasmius androsaceus* et du *Marasmius Rotula*, mais elles demandent à être mieux étudiées. Il en est de même de celles que j'ai découvertes dans la chair des *Lenzites abietina* et *cinnamomea*, où elles sont quelquefois très abondantes. Elles sont globuleuses (6-7 μ) et d'un brun noir; leur membrane (endospore ?) est finement échinulée et l'on peut constater la présence d'une courte cellule basilaire lorsqu'elles se présentent favorablement. J'en ai trouvé de toutes semblables, mais plus claires, et très parcimonieusement répandues dans l'hyménium du *Lenzites tricolor* Bull. J'avoue que j'avais conservé de graves doutes sur la nature de ces chlamydospores, qui ressemblent tout à fait aux spores de certains Ustilaginés; mais, depuis lors, j'en ai trouvé en grande quantité dans l'hyménium du *Polyporus* (*Ganoderma*) *lucidus*. Elles sont ici obovales (9×6 μ), d'un brun-rouille, à *endospore* finement échinulé. Leur contenu est hyalin. Elles prennent naissance, comme celles du *Nyctalis asterophora*, en grand nombre sur des hyphes qui obstruent primitivement les tubes de ce Polypore, mais qui produisent aussi les basidies (*hexasporiques !*). C'est donc avec raison que Patouillard, qui a signalé le premier ces conidies chez le *Ganoderma Obokense* Pat. (1), a présumé qu'elles se trouvaient également chez le *G. lucidum*.

(1) Patouillard, *Les Hyménomycètes d'Europe*, p. 63. Chez cette espèce elles ont, paraît-il, 20-30 μ de diamètre!

Je connais quelques autres espèces de Polyporés qui en possèdent, mais elles se rapprochent plutôt de celles que j'ai décrites ci-dessus pour le *Collybia cirrhata*.

§ 77. Quant aux conidies si discutées des « pustules » du *Pleurotus glandulosus* (1) et du *P. craterellus* (2), ainsi que celles fort semblables que j'ai vues se produire en grand nombre sur les hyphés superficiels du primordium du *Lactarius chloroides*, il reste à savoir si ce sont des chlamydospores réduites ou autre chose. Il me paraît pour le moins prématuré de les considérer avec Hackel comme des basidiospores monstrueuses, car rien ne prouve que les hyphés qui les portent soient équivalents à des basidies. Je remarquerai à ce propos que les chlamydospores monstrueuses du haut du stipe du *Lentinus tridentatus*, sont fréquemment munies de quatre stérigmates (!) ; ce fait tendrait à faire considérer les chlamydospores (et non les hyphés qui les portent), comme des « cystides extrahyméniaux », différant des vrais cystides probablement par une autre transformation du contenu de la basidie (voy. ce que j'ai dit sur les cystides au § 65). Ceci expliquerait le fait qu'on les trouve surtout à proximité immédiate de l'hyménium et, comme les cystides, où celui-ci est rudimentaire. Nous avons vu que la cuticule doit être envisagée comme un hyménium stérile.

§ 78. Les bâtonnets que Hoffmann (3) observa sur le mycélium du *Mycena vulgaris;* Eidam, sur celui du *Panæolus coprophilus* (4) ; Van Tieghem (5) et Rees (6), sur ceux du *Collybia*

(1) Cornu, *Note sur les glandules du Pleurotus glandulosus* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1880, p. 21). — Hackel, *Nouvelles observations sur les prétendues glandes du* Pleurotus glandulosus (*Ibid.*, p. 302-308). — Patouillard, *loc. cit.*, pl. II, fig. 1.

(2) *Ibid.*, fig. 8.

(3) Hoffmann, *Bot. Zeitg*, 1856, p. 158.

(4) *Bot. Zeitg*, 1875, p. 649. D'après Brefeld, cette espèce n'aurait pas de microconidies (*Schimmelpilze*, III, p. 14).

(5) Van Tieghem, *Nouvelles observations sur le développement du fruit et la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes* (*Bull. Soc. bot. de France*, XXIII, 1876).

(6) Rees, *Befruchtungsprocess bei den Basidiomyceten*, Erlangen, 1875.

velutipes et espèces voisines; Arsted (1), sur le mycélium du *Claudopus variabilis;* et enfin Brefeld (2), sur celui de quelques *Coprinus,* doivent par contre très probablement être considérés les uns comme gemmes, les autres comme des microconidies. Ce sont de petits bâtonnets droits ou courbés, ou des cellules arrondies qui se segmentent souvent en articles encore plus petits et qui se produisent sur les branches de mycélium souvent dressées et de conformation particulière. Patouillard a décrit des cellules en massue et des hyphés hérissés de pointes du mycélium (mycélium secondaire ?) et du stipe des *Mycena.* Il ne paraît pas avoir observé que ces hyphés produisent de petites sporules arrondies qui s'en détachent. Ils rentrent ainsi probablement parmi les microconidies. Je les ai observées chez les *Mycena galericulata, speirea* et *carneifolia* Secret. Je ne les ai pas vues germer, dans les quelques cultures que j'en ai faites. Brefeld n'obtint pas non plus la germination de celles du *Coprinus lagopus* et *ephemeroides,* mais Van Tieghem vit produire un mycélium à celles qu'il étudia après les avoir vues se gonfler.

§ 79. Quant aux chlamydospores des Agaricinés, personne ne les a vues germer jusqu'ici; mais Corda (3) dit avoir obtenu une végétation de *Nyctalis* précisément aux endroits où il avait semé les chlamydospores sur un *Russula adusta.* Quant à moi, je n'ai pas plus réussi que de Bary (4) à les faire germer, quoique j'aie essayé à peu près de toutes les manières et à toutes les époques pendant deux ans. Malgré cela, il me semble d'autant moins qu'on doive en conclure que les chlamydospores de *Nyctalis* sont stériles, que j'ai trouvé en étudiant un piléus polaire d'un *Russula nigricans,* provenant d'une forêt où le *Nyctalis* était commun, une spore ressemblant beaucoup à une chlamydospore du *Nyct. asterophora,* qui poussait un volumineux tube germinatif dans l'intérieur des tissus dudit *Russula.*

(1) Voy. de Bary, *Pilze,* p. 359.
(2) *Loc. cit.*
(3) Corda, *Essbare Schwämme,* Heft, I, p. 5.
(4) *Pilze,* p. 361.

Il ressort de ce chapitre que nos connaissances sur les conidies non basidiospores des Agarics sont encore tellement rudimentaires qu'on peut à peine, des faits connus jusqu'ici, distinguer un schéma général.

Je me contenterai donc d'avoir mis ce fait en évidence, et je renverrai le lecteur aux beaux travaux de Brefeld (1) sur les Protobasidiomycètes, en l'avertissant toutefois que je suis loin de partager toutes ses vues sur les Hyménomycètes et sur les Agarics en particulier.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT ET ENVELOPPES DU THALLE DES AGARICINÉS

§ 80. Ce que l'on savait jusqu'ici sur le développement des Agarics ne permettait pas, ainsi que de Bary l'a remarqué, d'établir un schéma qui ait une valeur générale.

C'est aux travaux de Hoffmann, de de Bary et Woronine, de R. Hartig et de Brefeld que l'on doit à peu près tout ce que l'on sait de positif sur ce thème.

A part quelques espèces que nous ne nommerons pas, en partie à cause de l'inexactitude des travaux qui s'y rapportent (2), on connaît plus ou moins complètement le développement des espèces suivantes :

Panus stypticus, *Cantharellus infundibuliformis*, *Collybia dryophila*, *tuberosa*, *velutipes*, *cirrhata*, *cyathiformis*, *Nyctalis parasitica*, *Mycena vulgaris*, *metata*, *Lepiota cæpestipes*, *Psalliota campestris*, *Armillaria mellea*, *Cortinarius variicolor*, *Coprinus micaceus*, *lagopus*, *ephemeroides*, *stercorarius*, *Amanita rubescens* et *muscaria*.

De mon côté, j'ai étudié de très jeunes stades de développement des formes suivantes :

(1) O. Brefeld, *Basidiomyceten*, II. *Protabasidiomyceten*, Leipzig, 1888.

(2) Comme il se peut que quelques données sérieuses m'aient échappé, je ne veux pas prétendre par là les dénigrer.

Schizophyllum commune, *Panus stypticus*, *Cantharellus cibarius*, *Omphalia gilva*, *Hygrocybe conica*, *Laccaria proxima*, *Collybia radicata*, *racemosa*, *Marasmius Rotula*, *tenacellus*, *oreades*, *Omphalia integrella*, *Mycena tenerrima*, *Lactarius chloroides*, *umbrinus*, *Hydrocybe privigna*, *Dermocyba sublanata*, *cinnabarina*, *Nemataloma fascicularis*, *Helbeloma versipelles*, *Pholiota præcox*, *Psalliota hæmorrhoidaria*, *rubella*, *Phlegmacium variicolor*, *Entoloma prunuloides*, *Tricholoma myomyces*, *Psathyra stipata*, *bifrons*, *Psathyrella disseminata*, *Panæolus fimicola*, *Coprinus lagopus*, *radians*, *ephemerus*, *ephemeroides*, *cinereus*, *stercoreus*, *comatus*, *fimetarius*, *tomentosus*, *deliquescens*, *Amanita excelsa*, *phalloides* et *muscaria*.

Je me suis convaincu cependant plus tard que ce ne sont que les plus jeunes stades de développement (0,5—1, rarement 2 millimètres) chez lesquels on peut observer le mode de formation des différentes parties et qui présentent des particularités caractéristiques. Il s'ensuit qu'une bonne partie des observations précédemment nommées n'ont qu'une valeur secondaire, et qu'on ne connaît vraiment le développement que de quelques-unes des formes indiquées ci-dessus.

On peut, néanmoins, lorsqu'on connaît les stades de développement plus avancés de certaines espèces, les comparer à ceux du même âge d'espèces dont on connaît entièrement le développement et tirer profit ainsi d'observations incomplètes.

C'est ce que j'ai fait, et je tâcherai de réunir ici dans un exposé synoptique les observations de mes prédécesseurs et les miennes propres.

Je dois avertir le lecteur que mes recherches m'ont conduit à stipuler pour les Agarics un mode de développement assez différent dans bien des points de celui qu'on admet aujourd'hui, et qu'en général mes appréciations des faits s'éloignent passablement de celles qui ont été émises jusqu'ici.

Il convient d'abord de distinguer deux périodes principales dans le développement du thalle des Champignons et des Agaricinés en particulier.

La première, qui représente pour ainsi dire la période embryonnaire du thalle, comprend le développement de celui-ci jusqu'à la formation terminée de toutes ses parties. Elle peut être appelée *période primordiale.*

La seconde, qui embrasse le développement ultérieur du thalle, peut être désignée sous le nom de *période d'élongation.*

I. **Période primordiale.**

§ 81. Les carpophores de presque tous les Agaricinés se produisent sur le mycélium primaire, sous forme de corpuscules arrondis d'environ 1/3 de millimètre ou rarement plus.

Leur forme et leur structure varient dans les détails, suivant les groupes, mais tous, sauf peut-être ceux des espèces ligneuses, coriaces ou subéreuses, suivent le type de développement suivant.

§ 82. Les corpuscules primordiaux des Agarics, que nous nommerons simplement *primordiums* pour plus de brièveté, sont revêtus, même ceux des Agaricinés nus, d'une couche de tissu périphérique plus dense, qui n'est que rarement franchement séparée du tissu sous-jacent. Je nommerai cette couche *cuticule primordiale* (pl. VII, *a*).

§ 83. La première différenciation que l'on remarque à l'intérieur du primordium est la formation, à son extrémité supérieure, d'une couche de tissu plus dense, qu'on ne peut souvent reconnaître qu'à l'aide de colorants sélectifs du protoplasme granuleux (éosine, rose bengale, etc.). Je nommerai cette couche : *couche piléogène.* Elle affecte le plus souvent la forme d'une écuelle renversée, et se trouve immédiatement au-dessous de la cuticule primordiale. Elle se forme par l'enchevêtrement plus dense des hyphés de cette région et constitue une vraie zone de végétation, comparable sous un certain point de vue à la couche calyptrogène des racines. Les hyphés qui s'y forment se ramifient et croissent en rayonnant à partir de cette zone en haut et latéralement vers la périphérie. Ils

doivent, par conséquent, se faufiler au commencement entre les hyphés de cette partie du primordium, qui, par ce fait même, s'élargit en forme de coussin et constitue ainsi le jeune piléus. Les hyphés de la couche piléogène qui ont une direction latérale, se ramifient eux aussi, et forment par contre les bords piléiques; ceux-ci se détachent bientôt du reste du primordium, et individualisent de cette manière le jeune piléus.

Les lamelles, par contre, qui ne peuvent être souvent distinguées que plus tard (§ 56), ne se forment qu'en partie des hyphés latéraux de la couche piléogène. Elles se forment particulièrement chez les espèces inférieures, surtout aux dépens des hyphés du primordium situés au-dessous des bords de la couche piléogène. Le stipe, partout où il présente une structure qui permette de le distinguer déjà dans cette période, se forme en dernier lieu.

Tel est le schéma général que je dois déduire de mes recherches.

Comme il présente cependant un certain nombre de modifications assez importantes, il convient de considérer ces dernières chacune en particulier. C'est ce que nous allons faire.

A. FORMES GYMNOCARPES.

§ 84. *L'hyménium et les lamelles se forment librement à la surface du primordium.*

On peut distinguer ici les trois types suivants, qui ne diffèrent probablement entièrement l'un de l'autre que dans les extrêmes.

§ 85. a. *Type du* Stereum hirsutum. — Le primordium est pulviné, le plus souvent assez considérable. Il possède (autant que nous le sachions) toujours une structure plus ou moins radiale. Son tissu est dense, ses éléments irréguliers à parois épaissies. La cuticule primordiale ne peut souvent être rendue évidente que dans les stades plus avancés. La couche piléogène paraît manquer. Le piléus de ces espèces

se forme, comme de Bary l'a démontré, par l'accroissement horizontal des bords libres du primordium (1).

Lorsque le Champignon croît latéralement sur un tronc d'arbre, le piléus devient, par conséquent, en console; lorsqu'il croît, par contre, sur la surface inférieure ou supérieure du substratum, il devient actinomorphe; la surface piléique se trouve alors tournée vers le point d'insertion du thalle dans le premier cas, et opposée à celui-ci dans le second.

Les hyphés piléogènes décrivent des courbes peu accentuées et se terminent en partie à la surface supérieure, où ils forment les poils superficiels du piléus. Une autre partie d'entre eux pénètrent en se courbant un peu plus, dans les lamelles où ils constituent la trame.

Cette description est fondée sur les observations que je fis, du développement du *Lenzites betulina* et du *Schizophyllum commune*. Chez ces deux Champignons, l'hyménium est d'abord entièrement lisse. Les primordiums du *Lenzites betulina* ont une grosseur assez variable. Ceux du *Schizophyllum commune* par contre mesurent de 1 millimètre à $1^{mm},5$.

Il est assez probable que les *Trogia*, *Arrhenia* et le plus grand nombre des Polypores appartiennent à ce type de développement.

§ 86. b. *Type du* Panus stypticus. — Le primordium est au commencement obovoïde et a une structure radiale.

La cuticule primordiale est constituée par un enchevêtrement plus dense du tissu. Des coupes longitudinales de primordiums de $0^{mm},5$ laissent apercevoir la couche piléogène (2) dont la concavité est tournée vers la base.

(1) De Bary, *Pilze*, p. 57.

(2) Ici, comme partout ailleurs, lorsque je ne parle pas de la méthode d'observation des primordiums, il va sans dire que j'ai étudié ces derniers au moyen de coupes aussi fines que possible, que je colorais ensuite à l'éosine ou au rose bengale. Il faut naturellement, pour les couper, enchâsser préalablement les primordiums (sous le simplex, lorsqu'ils sont très petits) dans un trou de forme correspondante, que l'on creuse avec une pointe d'aiguille dans un morceau de moelle de sureau sèche, qu'on fait ensuite gonfler par une goutte d'eau quand l'objet est enchâssé bien horizontalement.

Dans la suite, les hyphés partant de cette dernière croissent surtout latéralement du côté correspondant à la surface inférieure du stipe à venir, et forment ainsi premièrement les bords piléiques, en disloquant en même temps la cuticule primordiale dans ce point. Il est probable que la plupart des Agarics à stipe latéral se trouveront appartenir à ce type de développement.

§ 87. c. *Type du* Cantharellus. — Ce type ne se distingue du précédent que par le développement radial de la couche piléogène, qui s'étend latéralement jusqu'à la périphérie du primordium. Sauf cela, tout le reste est comme dans le type *b*.

La grande majorité des Agaricinés gymnocarpes appartiennent probablement à ce type de développement.

De Bary en a décrit un autre, il est vrai, pour le *Collybia dryophila;* mais les données de cet auteur reposent probablement sur l'étude de primordiums déjà trop âgés, ce qui explique pourquoi elles ne sont pas exactes.

D'après de Bary (1) les primordiums coniques de l'*Ag. dryophilus* produiraient à leur sommet une touffe de nouveaux hyphés qui croîtraient en sens radial et qui, se ramifiant abondamment, produiraient le piléus et les lamelles.

D'après mes observations sur le *Marasmius Rotula*, *M. tenacellus*, *Cantharellus cibarius*, *Clitocybe gibba*, *Omphalia integrella*, *Collybia racemosa*, *Hygrocybe conica*, *Lactarius chloroides* et *umbrinus*, *le sommet du primordium reste intact*, et il ne se transforme en sommet du piléus que parce que les bords de celui-ci font saillie, en se formant à quelque distance, audessous de lui. En d'autres termes, tandis que de Bary admettait que le piléus se produisait d'une manière exogène par rapport à la surface du primordium, il se formerait, d'après mes observations, endogènement, soit par des hyphés qui prennent naissance non à la surface de ce dernier, mais dans la couche que j'ai nommée pour cela piléogène et qui est située dans son intérieur (voy. pl. VII, fig. 1-3).

(1) *Pilze*, p. 58.

Comme les primordiums des Agaricinés gymnocarpes appartenant à ce type sont fréquemment bulbeux, soit renflés à leur base, il semble en effet, lorsqu'on examine des stades de développement un peu plus âgés, que le piléus se forme de la manière indiquée par de Bary, et la controverse que je viens d'exposer est plus une chose de principe que de fait, attendu que ce sont les hyphés piléogènes qui forment vraiment le piléus et non les hyphés primitifs du primordium qui, lorsque le chapeau a atteint un certain volume, se perdent pour ainsi dire complètement dans la masse des hyphés piléogènes.

Je n'aurais pas même relevé cette divergence d'opinion avec tellement de soin, si l'étude des formes angiocarpes ne m'avait pas montré l'importance de la couche piléogène, qui seule permet de ramener les modes de développement en apparence fort divers qu'on rencontre chez les Agaricinés, en un type unique et d'apprécier à leur juste valeur les particularités que nous offrent ceux-ci dans leur évolution.

B. FORMES ANGIOCARPES.

§ 88. Elles sont caractérisées par le fait que chez les formes typiques, les hyphés qui émanent de la couche piléogène n'atteignent pas la surface du primordium. Par conséquent la cuticule primordiale, qui acquiert ici une épaisseur le plus souvent considérable, *conserve son intégrité* et continue à s'accroître *jusqu'après la formation des lamelles et du stipe*, soit jusqu'à la seconde période de développement.

Le carpophore se différencie par conséquent de toutes pièces *à l'intérieur* de la cuticule primordiale, qui se trouve plus tard disloquée dans la seconde période par l'accroissement rapide du carpophore. La cuticule primordiale étant, comme je l'ai dit, souvent fort épaisse, ses restes se remarquent sur le stipe et au piléus où ils constituent le voile général et la cortina des auteurs. — Il est pratique de nommer la cuticule primordiale des formes angiocarpes *voile général*, quoique en vérité ce dernier soit constitué dans bien des cas non seulement par la

cuticule primordiale développée, mais encore par des couches sous-jacentes de tissu primordial, telle que la couche péripédiculaire du stipe située sous les lamelles (pl. VII, fig. 6 et 7, *pp*). Je n'ai pas voulu employer le terme de voile général, pour désigner la cuticule primordiale, lorsqu'il s'agissait des formes gymnocarpes, parce que cela aurait, en pratique, trop facilement donné lieu à des confusions.

Chez beaucoup d'espèces angiocarpes, il se forme une cuticule piléique bien distincte au-dessous de la cuticule primordiale, qui, surtout dans ces cas-là, mérite le titre de voile général ; mais chez un nombre d'espèces non moins grand, ce dernier n'est absolument pas séparé de la cuticule piléique. La cuticule primordiale ou voile général ne s'individualise alors que sur les lamelles et ailleurs seulement plus tard, lorsque par l'élongation des éléments piléiques et du stipe elle se détache de ces derniers en lambeaux.

On peut en dire autant de la zone péripédiculaire du stipe qui la renforce en général.

Ici non plus, je ne suis pas d'accord avec de Bary et R. Hartig, sur le développement des formes angiocarpes. D'après ces auteurs, le piléus de l'*Agaricus melleus* doit se former d'une manière analogue à celle que de Bary a indiquée pour les formes gymnocarpes, soit que les lamelles doivent se former d'abord sur la surface libre du primordium et n'être que plus tard recouvertes par le voile qui se forme toujours, suivant ces auteurs, par la soudure temporaire de deux couches de hyphés qui croissent à la rencontre l'une de l'autre, et qui émanent l'une des bords piléiques, l'autre de la couche péripédiculaire déjà mentionnée.

Quoique je n'aie pas pu trouver jusqu'ici des primordiums assez jeunes de l'*Ag. melleus* (1), je n'hésite pas à déclarer que cette manière de voir est inexacte. Elle ne peut reposer

(1) Je n'ai été rendu attentif à ces particularités de développement que ces dernières années, et ici (Gênes) cet Agaric n'est pas très commun. D'autre part, mes préparations que je fis en Suisse sont de stades trop âgés (3 millimètres).

que sur des mauvaises coupes de stades déjà trop âgés, car elle est en contradiction absolue avec les observations que j'ai faites sur des coupes exactement médianes et bien colorées de très jeunes stades d'un nombre assez considérable de primordiums d'Agarics angiocarpes. Au reste la figure de Hartig, reproduite par de Bary dans ses *Pilze* (fig. 133), se rapproche si peu de l'aspect de mes coupes de stades de 3 millimètres de cet Agaric, que je croirais volontiers que son auteur l'a fortement schématisée.

Les lamelles des formes angiocarpes se forment toujours à l'intérieur du voile général (*cuticule primordiale*), dont la continuité n'est rompue que lorsque le piléus s'accroît plus vite qu'elle.

Les lamelles ne proviennent, comme je l'ai dit, qu'en mineure partie de hyphés provenant de la couche piléogène; la plupart dérivent de la zone circulaire située sous la périphérie de celle-ci, comme on peut le voir dans les figures 5 et 6 de notre planche VII, qui sont les reproductions exactes d'excellentes coupes de très jeunes stades (voy. l'explication des figures).

Les Agaricinés angiocarpes présentent néanmoins, dans la latitude du schéma que je viens d'indiquer, des différences de développement très importantes qu'il convient de considérer séparément.

§ 89. a. *Type subangiocarpe.* — Les hyphés piléogènes ne produisent pas une cuticule *piléique* (qu'on puisse reconnaître à sa structure) à l'intérieur du primordium, soit au-dessous de la cuticule primordiale (voile général). Il s'ensuit que cette dernière est continue avec la chair du piléus, et qu'elle paraît constituer la cuticule de ce dernier. C'est ce rapport histologique que Fries a indiqué par l'expression : « *calyptra pileo connata* » pour les Lépiotes. La cuticule primordiale ne s'individualise, comme je l'ai déjà dit, que lors de la période d'élongation dont elle ne subit pas l'influence d'une manière marquante.

Nos figures 4 et 6, planche VII, permettent, grâce à ce

qu'elles représentent des coupes colorées, d'apercevoir en *a* le voile général, déjà dans de fort jeunes stades.

Le vêtement du carpophore dépend de l'épaisseur du voile général qui, de son côté, dépend en partie de la plus ou moins grande quantité de hyphés de renfort qui échoient en partage à la cuticule primordiale lors de la différenciation du carpophore dans l'intérieur du primordium.

Chez certaines espèces (*Tricholoma terreum* et voisins par exemple) le voile universel ne peut être aperçu le plus souvent qu'au microscope, car il est très mince et se détruit promptement. Ces formes établissent par conséquent, à ce point de vue, une transition entre les formes angiocarpes et les gymnocarpes.

Le mode de développement subangiocarpe est caractéristique, probablement pour la majorité des *Tricholoma*, des *Flammula*, des *Inocybe*, des *Dermocybe*, des *Hygrocybe*, des *Psalliota*, *Lepiota*, *Psathyra* (?), *Psathyrella* et *Coprinus*.

§ 90. b. *Type angiocarpe.* — Dans les primordiums appartenant à ce type, *il se forme sous la cuticule primordiale une cuticule piléique* de structure différente suivant les cas, mais toujours évidente, qui sépare nettement la cuticule primordiale du carpophore. Ce dernier se différencie donc *nettement* dans l'intérieur du primordium.

Ici aussi, le revêtement ultérieur de l'Agaric dépend de l'épaisseur et de la consistance que prennent la cuticule primordiale et ses annexes. Comme chez les formes qui suivent le type de développement *a*, la cuticule piléique et la cuticule primordiale (soit le voile général) peuvent devenir fibreuses ou gélifiées, ou bien même revêtir une autre structure quelconque.

Les espèces qui sont caractérisées par ce type de développement sont nombreuses, mais le sont peut-être moins que celles subangiocarpes.

Je nommerai ici nos genres *Agrocybe* et *Pholiotina*, *Rozites* Karst., *Nemataloma* Karst. (au moins en grande partie), *Panæolus* (id.), *Telamonia* (id.), et probablement *Locellina* et *Chito-*

nia. Ces deux derniers genres ont une volva, mais qui n'est probablement autre chose que le voile général très épaissi.

La structure piléique a naturellement toujours une autre structure que le voile général. Ce dernier n'est souvent perceptible qu'au microscope dans les jeunes stades. Il en est de même de la cuticule piléique, qui se détruit quelquefois lors de l'évolution du piléus (*Agrocybe præcox* (*Pholiota* Fr.) et formes voisines).

C. FORMES ENDOCARPES.

§ 91. Le *primordium* se différencie à l'intérieur d'un petit bulbe primitif, mais qui atteint souvent plus tard d'assez grandes dimensions. Je nommerai ce dernier : *bulbe primordial*, car l'exposé suivant démontrera qu'il est inexact de le considérer avec Brefeld comme le rudiment du stipe.

Quant au carpophore, il se différencie à l'intérieur du primordium exactement suivant le type *b*.

Le plus grand nombre des espèces d'*Amanita*, de *Volvaria* (?) et un certain nombre de *Phlegmacium*, comme aussi les *Acetabularia* de Berkeley (voy. tribu XIX) sont probablement endocarpes.

Il convient de considérer le type endocarpe dans quelques exemples bien connus en tenant compte des nouveaux points de vue qui ont surgi de mes recherches.

§ 92. *Amanita*. — Le développement des Amanites est connu jusque dans ses détails, grâce aux recherches de de Bary (1) et Woronine sur l'*Amanita rubescens* et de Brefeld (2) sur l'*Amanita muscaria*.

Mais les observations que j'ai faites sur les *Amanita muscaria*, *pantherina*, *excelsa* et *phalloides*, démontrent que le schéma de développement que ces auteurs ont établi ne peut pas être appliqué sans restriction à toutes les espèces de ce genre. Je m'explique : il ressort de mes préparations que les Amanites

(1) *Pilze*, p. 315.
(2) *Schimmelpilze*, III, p. 123.

dites à *volve oblitérée* (soit à volve non sacciforme) auxquelles appartiennent, comme l'on sait, les *Am. rubescens* et *muscaria*, ne possèdent pas le type endocarpe parfait. Ce dernier ne se rencontre que chez les espèces *volvacées* ou *bulbeuses*, telles que l'*Amanita Mappa*, *excelsa* et *phalloides*.

Considérons maintenant le développement de l'*Amanita muscaria*, qui est le plus simple connu d'entre les Amanites.

Les plus jeunes bulbes primordiaux qu'on trouve de cette espèce mesurent environ 1-2 millimètres. Ils se forment terminalement ou latéralement, sur de fins cordons de mycélium ordinaire; ils sont obovoïdes lorsqu'ils croissent dans un terrain meuble, mais ne tardent pas à devenir ovoïdes-coniques. Ces bulbes primordiaux sont formés d'un tissu composé de fins éléments filiformes bondés de substances plastiques, et de cellules globuleuses, qu'on peut nommer sphérocystes (§ 32). Ces dernières ont un contenu hyalin, mais réfringent surtout dans la jeunesse; elles deviennent très volumineuses dans la suite.

On s'aperçoit en outre, en comparant les stades de développement successifs, que le nombre absolu et relatif des sphérocystes augmente pendant un certain temps dans tout le bulbe, à l'exception d'un point zénital et de sa base morphologique (le *hile*), qui sont exclusivement composés, jusque dans des stades avancés, de hyphés connectifs filiformes.

Comme on le sait depuis les travaux de Brefeld, c'est dans cette partie zénitale du bulbe, qui représente le primordium, qu'on aperçoit plus tard se former les rudiments du piléus. Ces derniers constituent ce que j'ai appelé la couche piléogène. C'est de cette dernière que dérivent, suivant Brefeld, le piléus et la volve qui se séparent ensuite grâce à la formation d'une cuticule piléique. Ceci est à peu près exact, au point de vue histologique, car, la couche piléogène étant plongée dans le primordium, il n'est pas possible de la circonscrire exactement, et c'est affaire d'appréciation, si l'on veut, d'admettre ou non que la volve dérive aussi des rudiments piléiques, c'est-à-dire de la couche piléogène.

D'après ce que j'ai dit jusqu'ici du développement des Agarics, il est assez probable qu'on doive considérer la volve non pas comme dérivant de la couche piléogène, mais bien du tissu primordial. Elle représenterait ici la cuticule primordiale des formes semi-angiocarpes, ou, ce qui revient au même, le voile général des espèces angiocarpes.

Ce fait, qui ressortira avec évidence de l'ensemble de ceux que j'ai encore à rapporter dans ce chapitre, est d'une haute importance, car il permet de faire rentrer le développement endocarpe des Amanites, etc., dans le type de développement général, et de se renseigner sur la véritable valeur des différentes parties du thalle de l'Agaric.

Dans les stades un peu plus avancés, on remarque les rudiments du stipe et à peu près en même temps ceux des lamelles, qu'on ne peut cependant distinguer qu'à l'aide de réactifs colorants. Ce n'est guère que dans les bulbes primordiaux de 10 à 15 millimètres, que le piléus s'individualise en formant une cuticule visqueuse à sa surface. A cette époque, je n'ai trouvé entre les lamelles, comme de Bary chez l'*Am. rubescens*, qu'une seule couche de tissu rempli d'air. Quant aux rudiments du stipe, ils se perdent inférieurement dans le bulbe (voy. de Bary, *Pilze*, fig. 135, T).

Si nous récapitulons maintenant le développement de l'*Amanita muscaria*, en employant ma terminologie, nous devons nous exprimer comme suit :

Le primordium occupe la partie zénitale périphérique du bulbe primordial. Les rudiments du carpophore, qui apparaissent, comme de coutume, à l'intérieur du primordium, s'y différencient exactement suivant le schéma des formes angiocarpes; la première chose que l'on aperçoit est la couche piléogène, puis les rudiments du stipe, et ceux des lamelles qui proviennent, comme chez ces dernières, de la couche périphérique hypopiléogène. Enfin le piléus forme une cuticule, et se sépare ainsi de l'épaisse couche périphérique du primordium. Cette dernière, qui représente la cuticule primordiale, soit le voile général des formes angiocarpes, constitue la *volve*.

Le trait caractéristique des Amanites à valve oblitérée, est d'avoir le primordium encore situé à la périphérie du bulbe. Je dis encore situé, parce que le bulbe primordial se rencontre à l'état rudimentaire chez un bon nombre de formes angiocarpes et même gymnocarpes. Il y en a même de celles, comme par exemple les Mycènes basipèdes et un certain nombre de Coprins (*C. atramentarius*, *C. comatus*, *C. picaceus*, etc.), où le bulbe devient assez considérable (voy. pl. VII, fig. 10 et 11, *b*).

Chez l'*Amanita excelsa* Fr. (forme *pantherina* Secret.) (1), le primordium se forme déjà un peu plus à l'*intérieur du bulbe* (pl. VI, fig. 8, *p*). On peut le rendre très évident lorsqu'on colore les coupes à l'éosine. La figure 9 de cette même planche montre la différenciation du carpophore à l'intérieur du primordium qui a une structure radiale et n'est composé que de hyphés filiformes très fins. La couche piléogène est visible en P. Enfin la figure 10 représente le moment très intéressant, où la volve rompt la couche de tissu du bulbe qui la recouvrait et sort librement à la surface du bulbe primordial; *p* est la couche piléogène; *pil* est le piléus; *v*, la volve.

Chez les *Amanita phalloides* et *cæsarea*, comme aussi chez les espèces du genre *Amanitopsis* Roze, le développement fait un pas de plus : le primordium, autant que je puis en juger par de jeunes stades de 5 à 9 millimètres, paraît se former à peu près au centre du bulbe primordial. Il s'ensuit que la volve est fort épaisse, car elle est renforcée extérieurement par le tissu du bulbe lui-même. C'est cette plus grande connexité du bulbe et de la volve, jointe à la formation plus parfaite d'une cuticule mucilagineuse, qui fait que la volve demeure ordinairement comme un sac à la base du stipe.

La couche externe *e* (pl. VI, fig. 12) représente donc très probablement le tissu du bulbe, et le tissu primordial périphérique qui constitue la volve. Au centre se trouve le carpophore déjà tout fini.

(1) Secretan, *Mycographie suisse*, Genève, 1833, nº 19.

§ 93. Ces résultats permettent enfin de comprendre quelques particularités de structure de certains *Amanita*. C'est ainsi que le bord tranchant du bulbe des *Amanita Mappa*, *solitaria* et formes voisines, correspond probablement au bord *b* (fig. 10) de la déchirure du bulbe d'où est sorti le carpophore. Les bulbes étranglés de certaines formes (*Am. solitaria* par exemple) sont dus aussi, selon toute probabilité, au développement hypertrophique du pied du primordium (fig. 10, *g*, *s*). Enfin l'on conçoit, lorsque ce développement hypertrophique a pour siège le bulbe du primordium chez les Amanites oblitérées, que ces dernières doivent se comporter comme des Amanites volvacées. Il me paraît probable que l'*Amanita nobilis* de Bolton (1) (qui, autant que nous le sachions, n'a pas été retrouvée) n'est qu'une *Amanita muscaria* dont le bulbe s'est hypertrophié, et qui constitue à lui seul la volve, tandis que la vraie volve est restée attachée au piléus.

On voit donc que le développement des Amanites, si particulier au premier abord, peut être ramené en principe, point par point, à celui des autres Agarics.

Le seul caractère vraiment caractéristique des Agaricinés endocarpes est le développement qu'acquiert le bulbe primordial et la formation endogène du primordium. Si l'on ne tient pas compte du manque de sphérocystes dans les primordiums des *Phlegmacium*, ces Agarics se développent d'une manière tout à fait semblable à l'*Amanita muscaria*, à l'exception unique de la cuticule mucilagineuse qui se continue pour ainsi dire jusqu'au-dessous des lamelles (voy. pl. VII, fig. 7).

(1) Fungusses (trad. Wildenaw), pl. XLVI.

(2) Ne serait-il pas possible que les corps sclérotioïdes découverts aux environs de Bruxelles par Bommer et étudiés par Errera (*Comptes rendus*, août 1885, p. 6) soient des bulbes d'*Amanita* (dont ils ont la structure) stériles? Le contenu anomal des cellules, qui rappelle ce que j'ai observé chez d'autres monstruosités d'Agarics, a été probablement cause que le primordium ne s'est pas développé, ou même pas formé.

II. Période d'élongation.

§ 94. Les nombreuses formes qu'affecte le vêtement des Agaricinés semblent impliquer une diversité tout aussi grande dans leur mode de développement.

Une étude plus approfondie montre cependant que toutes ces espèces d'intéguments se forment simplement par différentes combinaisons d'un petit nombre de facteurs, que nous allons considérer maintenant.

La marche générale du développement, je dirais volontiers le schéma de développement fondamental pendant cette seconde période, est en principe celui qui a été établi par J.-B. Carnoy (1) pour son *Mucor romanus* (*Phycomyces nitens*). On sait que cet auteur a statué pour ce Champignon deux périodes d'accroissement rapides, séparées par un temps de pose plus court correspondant au moment de la formation du sporange et des spores. Il est très remarquable qu'il en soit de même pour les Agaricinés, au moins pour les formes supérieures.

Dans la première période, qu'on peut nommer *période d'accroissement, toutes les parties du Champignon grandissent par néoformation de hyphés, suivant l'ordre dans lequel ils ont pris naissance dans le primordium.*

Il en résulte que, pour les espèces inférieures (*Cantharellus*, *Lentinus*, *Panus*, *Camarophyllus*, *Clitocybe*, *Clitopilus*, etc.), c'est d'abord le stipe qui, comme nous l'avons vu, n'est pas différencié du bulbe chez ces espèces, qui s'accroît en premier lieu avec le plus d'intensité, puis vient le tour du piléus, et enfin celui des lamelles, tandis que pour les formes supérieures (*Coprini*, etc.), qui ont un bulbe différencié du stipe, c'est

(1) J.-B. Carnoy, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons* (*Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique*), t. XI, déc. 1870, p. 199-235. Voy. également sur le même sujet : Errera, *Die grosse Wachsthumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces* (*Bot. Zeitg*, 8. August 1884, — F. Elfwing, *Beitrag zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwehrkraft auf die Pflanzen* (*Acta Soc. scient. Fenn.*, t. XII, p. 12).

bien le bulbe qui se développe aussi en premier lieu, mais il reste petit et peu apparent, puis vient le tour du piléus (qui se développe le plus souvent dans cette première période jusqu'à couvrir entièrement le stipe, *Coprinus*, *Mycena*, etc.), puis celui des lamelles, qui acquièrent tout leur accroissement effectif, enfin celle du stipe.

§ 95. A cette période d'*accroissement* succède celle d'*élargissement lent du piléus*, ou d'*arrêt*, tandis que les basidies produisent leurs spores. Ici aussi, le développement subit un arrêt, et il est facile de constater qu'il finit chez les Chromosporés précisément avec le moment où les feuillets commencent à changer de couleur.

§ 96. Dans la seconde période d'accroissement, que nous pouvons appeler *période d'élongation* (grosse *Wachsthumsperiode* de Sachs), le thalle s'accroît, il est vrai, beaucoup et plus rapidement que pendant la première période, mais ce phénomène n'est plus dû à une augmentation du nombre des hyphés, mais presque exclusivement à leur élongation.

Cette dernière a lieu avec une intensité diverse dans les différentes parties du thalle, ce qui produit diverses sortes de dislocations dans les tissus. Nous en avons déjà fait remarquer un bon nombre dans les chapitres qui traitent du stipe et du piléus; il ne nous reste plus qu'à étudier spécialement celles de l'enveloppe générale et de ses annexes.

Remarquons d'abord qu'ici, aussi, l'élongation commence par le piléus; il devient campanulé-hémisphérique; puis vient le tour des lamelles, qui courbent les bords piléiques et rendent le chapeau campanulé passagèrement, puis celui du stipe, chez qui, vu la disposition de ses éléments, l'accroissement est le plus remarquable. Tel est le schéma de développement; mais en vérité une foule de facteurs tendent à le modifier. Parmi ceux-ci, nous citerons seulement les diverses structures spécifiques du thalle et le fait que l'ordre d'élongation que j'ai indiqué ci-dessus pour les différentes parties de celui-ci, n'est pas celui dans lequel on voit commencer l'élongation rapide; mais, ici comme ailleurs, les organes

commencent par s'allonger d'abord lentement, puis de plus en plus vite jusqu'à un maximum; enfin, celui-ci dépassé, avec une vitesse rapidement décroissante. Or, il va de soi que les diverses parties du thalle se trouvent pendant un même temps à des phases d'élongation diverses dont le synchronisme varie suivant les espèces, les groupes d'espèces et les genres. Chez presque tous cependant, ce sont les lamelles qui croissent le plus longtemps. C'est l'ensemble de tous ces facteurs qui s'exprime morphologiquement par la manière dont se comporte le tissu involucral du thalle pendant cet épisode de son existence, et l'on conçoit dès lors que l'étude des restes de l'enveloppe soit d'une certaine importance, car c'est un livre ouvert pour ceux qui savent y lire.

Je vais essayer de rattacher ici les principaux types de voile à des modalités de développement.

§ 97. La partie inférieure du stipe subit de bonne heure un allongement considérable. Le piléus reste par conséquent assez longtemps petit, et paraît être en retard dans son évolution. Le voile général est déchiré et reste à la base du stipe, souvent même en partie aux bords du piléus, tandis que les hyphés neutres (qui ne font pas partie intégrante du carpophore) de la zone péripédiculaire, située entre le sommet du stipe et des lamelles, se séparent ainsi du voile général (*Myxacium*, *Gomphidius*, etc.). C'est le *voile supérieur*.

Il peut se présenter alors trois modalités principales dans la latitude que laisse ce schéma.

a. La partie supérieure du stipe s'allonge avant que le piléus se soit étendu.

Le voile supérieur reste alors attaché à la tranche des lamelles et aux bords du piléus (1). On le nomme *manchette*,

(1) Chez les Amanites le voile supérieur est membraneux; il prend la forme dite en manchette ou en collier. Il a vraiment des connexités histologiques avec la tranche des lamelles et les stries que présente la manchette correspond, non point aux espèces interlamellaires, comme le prétend Brefeld, mais aux tranches des lamelles dont elles ont la structure, sauf que leur hyménium est stérile et ne se laisse pas aussi intensément colorer que celui de ces dernières.

collier ou *anneau*, *armilla*, suivant qu'il est plus ou moins grand et membraneux. Il prend le nom de *cortina*, lorsque étant mince, ses hyphés sont séparés comme les fils d'une toile d'araignée par suite de l'accroissement du piléus. Les dimensions et la consistance du voile supérieur varient. On comprend qu'il s'étendra d'autant plus facilement en une membrane que ses tissus seront susceptibles d'être disloqués, qu'ils adhéreront fortement au bord piléique et à la tranche des lamelles, et enfin plus le voile sera épais. Ce voile est toujours sec, au moins lorsque le piléus est ouvert.

La forme de ce voile, dit *annulus mobilis*, implique naturellement une séparation complète de ses éléments du stipe et du piléus. Ceci a le plus souvent lieu par la formation d'une écorce au stipe.

b. Les modalités de croissance opposées à celles indiquées en *a* entraînent aussi un résultat opposé.

Tels sont, par exemple, les soi-disant « anneaux doubles » de plusieurs *Lepiota*, *Psalliota*, etc., qui se forment par la division d'un voile supérieur épais. Souvent même la partie inférieure de l'anneau double est formée par toute la partie péripédiculaire du voile général, qui s'est séparé du stipe par suite de l'élongation de ce dernier.

Dans ce cas (qui est très ordinaire chez le *Psalliata arvensis* et formes voisines, comme aussi chez un grand nombre d'autres Agarics), le voile supérieur reste confondu avec le voile général et forme ce que l'on peut appeler *velum duplex*.

§ 98. L'étalement hyponastique du piléus se fait relativement de bonne heure.

Le voile double reste alors attaché : 1° au bord du piléus où il forme le voile marginal (1) des auteurs (beaucoup de Mélanosporés, *Panæolus*, *Psathyra*, etc.); 2° au stipe, lorsque le voile n'est pas séparé de sa surface (*Lepiota acutesquamosa*, beaucoup de Cortinaires).

(1) Ce terme n'a pas de signification morphologique, il ne sert que dans les descriptions, lorsqu'on veut désigner les restes de voile au bord du piléus.

Les formes de voile que je viens d'indiquer sont les plus saillantes; mais, d'après ce que j'ai dit plus haut on comprend qu'il en existe une foule d'autres qui sont intermédiaires entre celles-ci. On pourrait écrire des volumes sur les phénomènes de croissance des Agarics; car, si l'on étudie en détail sous ce rapport, on se rend compte d'une foule de particularités spécifiques qui s'expliquent toutes par quelques propriétés du hyphé. C'est ainsi que la taille considérable des *Lepiotæ proceræ*, leur trame irrégulière dans l'âge, leurs lamelles molles et éloignées du stipe, qui est enchâssé dans la chair piléique comme dans une mortaise, la formation et la dislocation de la moelle, celles des mèches du piléus, etc., ne sont que la conséquence de l'énorme élongation que subit le hyphé fondamental.

§ 99. Si nous jetons maintenant un regard d'ensemble sur le développement des Agaricinés, nous voyons que :

1° *Tous les Agaricinés typiques suivent un schéma de développement unique;* chez tous le carpophore se différencie *à l'intérieur* de la cuticule primordiale. Seules les formes subéreuses coriaces, telles que les Lenzites, font exception à la règle; elles n'ont pas même de cuticule primordiale, et la couche piléogène, qui n'est pas localisée, peut être dite diffuse dans le primordium.

Chez tous les autres types, par contre, elle est évidente; mais, à mesure que l'organisation du thalle se perfectionne, on la voit se concentrer vers le centre du primordium. Chez les *Coprinus* elle est punctiforme;

2° La couche piléogène est toujours la première différenciation que l'on aperçoit à l'intérieur du primordium, puis viennent les lamelles et enfin le stipe, dès qu'il a une structure qui permette de le distinguer;

3° La cuticule primordiale est toujours continue jusqu'au moment où elle est rompue par l'apparition des lamelles, ce qui arrive plus ou moins tôt, suivant que le carpophore se différencie plus ou moins profondément dans l'intérieur du primordium.

Une fois rompue, *la cuticule primordiale ne se réintègre pas au-dessus des lamelles;*

4° Les différents types de développement que l'on constate dans la latitude du schéma général, se coordonnent d'eux-mêmes en une série évolutive, qui trouve son expression dans le développement du bulbe et de la couche piléogène : les formes inférieures sont les plus simplement bâties ; elles n'ont pas de bulbe différencié et sont gymnocarpes; petit à petit, à mesure que l'organisation du thalle se perfectionne, on voit le bulbe acquérir toujours plus d'importance et le développement devenir graduellement subangiocarpe, angiocarpe et, enfin, endocarpe par hypertrophie normale du bulbe ;

5° Le même type de développement se retrouve chez des formes qui, selon toute probabilité, n'ont aucune parenté quelconque, telles, par exemple, que les *Pholiota* (de Fries) et les *Psalliota*, les *Volvaria*, les *Phlegmacium* et les *Amanita*.

D'autre part, même dans un même genre, on peut rencontrer deux types de développement différents (*Amanita muscaria* et *A. phalloides*).

Le développement des formes n'a donc de valeur réelle, au point de vue de la systématique, que pour des formes très voisines par leur structure.

Telle est la cause de l'erreur profonde dans laquelle est tombé Brefeld en admettant une parenté des *Amanita* avec les Gastéromycètes. Il pourrait être plus difficile de se rendre compte pourquoi cet auteur fait dériver par réduction tous les autres Agaricinés des *Amanita* (1).

(1) Il est étonnant de voir Brefeld soutenir des opinions aussi singulières encore dans son dernier et bel ouvrage sur les Protobasidiomycètes (p. IV et V).

CHAPITRE V

APERÇU DES GROUPES NATURELS CHEZ LES AGARICINÉS

Il ressort de la première partie de ce travail que l'on rencontre chez les Agaricinés une foule de types qui, par leur structure et d'autres particularités, s'éloignent ou se rapprochent les uns des autres.

Nous avons remarqué que certains caractères ne se trouvent que chez les formes à structure fort simple, tandis que d'autres sont des qualités exclusives des formes à structure complexe.

Partant alors du principe qu'un organisme est d'autant plus parfait que ses organes sont développés d'une manière particulière en vue de certaines fonctions, nous avons nommé les premières *formes inférieures* en les opposant par là aux secondes, les *supérieures*.

Il convient de mettre ici en regard tous les caractères que nous avons reconnus qualifier ces deux types chez les Agarics.

FORMES INFÉRIEURES.	FORMES SUPÉRIEURES.
Thalle plutôt coriace ou charnu, gymnocarpe, à développement lent, ordinairement homomorphe, à hyphés courts et irréguliers.	Thalle plutôt succulent ou aqueux, angio- ou endocarpe, hétéromorphe, à tissu fondamental et connectif bien différenciés.
Stipe nul, latéral, excentrique ou même central, continu avec la chair piléique, plein ou cave.	Stipe central, médullé, différent de la chair piléique.
Piléus à cuticule nulle ou dense. Lamelle se formant plutôt lentement et tardivement, décurrentes, épaisses, plutôt peu nombreuses, fructifiant dès leur apparition, peu abondamment et longtemps.	Cuticule piléique celluleuse-hyméniforme. Lamelles très nombreuses, libres, minces, se formant très tôt, fructifiant tard et vite.
Trame emmêlée. Subhyménium nul ou dense. Hyménopode nul.	Trame régulière, bilatérale ou renversée, subhyménium celluleux. Hyménopode développé.
Basidies et paraphyses très semblables et de même taille, claviformes, allongées.	Basidies et paraphyses très différentes, plutôt isodiamétriques, surtout les paraphyses.

FORMES INFÉRIEURES.	FORMES SUPÉRIEURES.
Spore à membrane simple, cylindracée ou subsphérique, incolore, sans pore germinatif.	Spore à endospore résistant, épais, coloré, muni d'un pore apical, dorsiventrale ou bilatérale.

Entre ces deux types on trouve tous les intermédiaires, et il se peut fort bien que ces caractères, qui ressortent avec évidence de l'ensemble de mes dessins, ne se trouvent réunis chez aucun Agariciné. Mais de même que le *Wolffia* est une Phanérogame, quoiqu'il lui manque la majorité des caractères de ces dernières, de même aussi certaines espèces d'Agarics, telles que les *Coprinus*, par exemple, appartiennent aux espèces supérieures malgré leur trame plus simple, leur subhyménium nul et leur développement subangiocarpe, parce que la spore qui est le caractère principal a, même d'une manière outrée, toutes les qualités que l'on reconnaît en général aux espèces supérieures et parce que certains Coprins typiques (*C. oblectus*, *Barbeyi*, etc.) sont angiocarpes.

Si l'on prend en considération ces éventualités et bien d'autres, qu'il serait trop long de discuter ici, dans le rapprochement des types, qui doit procéder de forme à forme, de variété à variété, etc., partout où le matériel le permet, on peut éventuellement obtenir des séries naturelles; mais, comme je l'ai dit dans la préface, ces dernières ne doivent être considérées comme telles que, *lorsqu'étant établies sur un caractère saillant, on remarque que tous les autres caractères se trouvent former des séries progressives ou régressives*.

Comme on peut s'en convaincre par l'étude des pages suivantes, les Agaricinés paraissent dériver au moins de deux types primitifs dépourvus de lamelles. Il me paraît même très probable que le nombre de ces derniers est supérieur à deux.

Selon toute probabilité, ils doivent être cherchés parmi les Clavaires pour la première série, et parmi les Corticiés pour la seconde, parmi les Polyporés inférieurs peut-être enfin, pour les Lenzites.

Les formes inférieures de ces séries se ressemblent le plus souvent beaucoup par leur port et leurs caractères extérieurs, mais elles diffèrent beaucoup sous le rapport de leur structure, la forme, la consistance et le mode d'agrégation de leurs hyphés. Il est donc impossible de les considérer actuellement comme parentes. Les autres formes se laissent le plus souvent rattacher facilement à ces types primitifs, et il convient, pour le but que nous nous proposons, de ne pas considérer les formes suivant leurs modalités de développement, mais suivant les séries naturelles qu'elles se trouvent constituer avec leurs voisines.

Avant de passer à l'étude des diverses séries d'Agarics, je ferai remarquer que j'ai obvié au manque de sections que plusieurs auteurs ont senti, en créant quelques genres nouveaux pour quelques groupes d'espèces bien caractérisés, et surtout en établissant des tribus qui comprennent les genres dérivés d'une même source, en tant qu'ils ne s'éloignent pas trop les uns des autres.

Je laisse à des études à venir, plus étendues, le soin de décider de mes appréciations qui, *en quelques points*, sont encore très discutables.

Haller (1) fut le premier qui eut l'idée d'employer la couleur des feuillets comme caractère systématique pour établir les grandes sections des Agaricinés ; mais c'est à Fries qu'on doit, comme l'on sait, d'avoir épuré cette idée et d'avoir basé son système sur la couleur des spores. Il divisa son genre Agaric dans son *Epicrisis* (1836-1838), — après quelques hésitations dans les dénominations qu'on remarque dans son *Systema mycologicum*, — en Leucosporés, Derminiés, Hyporrhodiés, Pratellés et Coprinariés. En 1863, de Seynes (2), tout en acceptant en principe la classification de Fries, opposa avec quelque raison, aux Leucosporés, tous les Agarics à spore colorée dans une sous-famille qu'il nomma *Chromosporés*.

(1) Haller, *Nomenclator ex historia plantarum indigenarum Helvetiæ*, Bernæ, 1769, p. 205-216.

(2) *Flore mycol. de Montpellier*, p. 64.

Récemment, Britzelmayer réunit les Pratellés et les Coprinaires sous le nom de *Mélanosporés;* enfin, plus récemment encore, Saccardo, Cuboni et Mancini ont nommé les Hyporrhodiés, Rhodosporés, et les Derminiés, Ochrosporés, ce que l'on ne peut qu'approuver.

Je ne discuterai pas ici les nombreuses classifications des Agarics qu'on a proposées, ni les soi-disant améliorations du système artificiel de Fries, attendu que, d'après ce que j'ai dit plus haut, les termes Leucoporés, Ochrosporés, Rhodosporés, etc., doivent perdre leur valeur systématique, pour ne garder que celle d'un adjectif, bien qu'en vérité ces groupes de Fries soient assez naturels. La raison pour laquelle il convient de les conserver est simplement une plus facile orientation préliminaire qu'avec le système naturel, qui est nécessairement plus compliqué.

J'ose espérer que l'essai suivant sera favorablement accueilli par les spécialistes, attendu que plusieurs d'entre eux, de Seynes, Britzelmayer et Patouillard en tête, ont recherché les affinités naturelles des Agarics. Ce dernier auteur a même reconnu et publié, dans ses *Hyménomycètes d'Europe*, deux ou trois genres que j'avais établis déjà depuis longtemps, bien avant que j'aie annoncé ce travail dans la *Botanische Zeitung* (1884, p. 254). Cependant, comme la priorité de publication ne saurait remonter au delà de la date d'une première impression (§ 41 du Code botanique), j'ai remplacé les noms de mes genres *Psammospora*, *Myxoderma*, etc., par ceux de *Melaleucea* et de *Mucidula* de Patouillard. Les genres *Dochmiopus* et *Lacrymaria* de cet auteur comprennent, il est vrai, les mêmes espèces que mes genres *Octojuga* et *Rytispora*, mais je n'ai pas cru devoir en tenir compte, attendu que, tels que les a établis Patouillard, ils comprennent des espèces qui ne sauraient absolument pas rentrer dans les miens.

SÉRIE A

LEUCOSPORÉS A STIPE CENTRAL, RAREMENT EXCENTRIQUE OU NUL (QUELQUES CANTHARELLUS), ET A MEMBRANE SPORIQUE SIMPLE.

Tribu I. **Cantharellés** (1).

Agaricinés gymnocarpes ou subangiocarpes (?) ; thalle nu ou pourvu d'une cuticule générale monostrate dense ou gélifiée. Tissu fondamental homomorphe ou différencié seulement chez les formes supérieures. Spore lisse, rarement pourvue d'une dépression hilaire ou dorsale, ovale, elliptique ou même obovale, fréquemment rétrécie en son milieu. Cystides nuls ou rares, souvent inconstants.

Ici appartiennent les genres : *Cantharellus*, *Camarophyllus*, *Hygrophorus* et *Hygrocybe* (2).

Cantharellus. — Thalle homomorphe (3) ou à peine hétéromorphe. Feuillets nuls, remplacés ordinairement par des veines et des rides épaisses, qui peuvent même manquer tout à fait (hyménium lisse du *C. cornucopioides*). Trame nulle ou emmêlée. hyménium à éléments le plus souvent distinctement fasciculés. Hyménopode rarement esquissé (*C. ignescens* nob.) (4).

Espèces typiques : Cantharellus cibarius, *C. cornucopioides* Fr.

Les Chanterelles ont un aspect assez différent, mais elles

(1) Cette tribu est homonyme et non synonyme de celle de Patouillard; toutes nos diagnoses se rapportent, en tant que cela n'est pas indiqué expressément, toujours à l'anatomie d'individus adultes.

(2) Je ne cite pas les noms d'auteurs, attendu que mes diagnoses étant plus précises, elles modifient les contours de tous les genres d'Agarics que j'ai traités ici.

(3) Ce terme a été introduit par Heese (*loc. cit.*) pour désigner une trame à éléments tous égaux entre eux. Il convient de l'appliquer aussi aux autres parties du thalle lorsqu'ils offrent cette particularité.

(4) Petite espèce nouvelle du Piémont, que je publierai sous peu.

sont très caractérisées par leur structure, dont les particularités s'expliquent très bien si on les compare entre elles.

Les *Cantharellus* d'Europe et probablement une bonne partie des exotiques, forment deux séries naturelles intragénériques. La première, qu'on peut nommer « série brun violet », à cause de la couleur des espèces qui la composent, commence par celles à thalle infundibuliforme (vide) et à hyménium à peine ridé (*C. cornucopioides* Fr. (1), *japonicus* nob. (2), *violaceus* Hall.), qui sont très homomorphes. Cette série se continue probablement par les *C. perpusillus*, *C. anthracophyllus* Lev. (3) (= *carbonarius* Alb. et Schw.) pour atteindre son faîte probablement dans les *C. umbonatus* et *clavatus* Fr. (4). Ce dernier possède des basidies 4-sporiques et des spores ovales fusiformes, à dépression hilaire prononcée et à membrane fort épaisse, légèrement ochracées. Elle n'est cependant pas double et ne paraît verruqueuse que lorsque les spores ont été conservées quelque temps en herbier.

Les épaississements punctiformes gonflent beaucoup par l'ammoniaque et la potasse, parce qu'ils représentent une dégénérescence de la membrane. C'est donc à tort que Patouillard a fondé pour cette espèce son genre *Nevrophyllum*, car la structure et la forme de l'espèce en question est celle d'un *Cantharellus* typique, et, si la couche hyméniale peut être ici séparée de la chair, cela ne repose que sur une plus grande densité du tissu hyménial. On pourrait peut-être conserver *Nevrophyllum* comme sous-genre de *Cantharellus*, dans le cas où d'autres espèces auraient aussi ces caractères.

Les Chanterelles de la seconde série sont caractérisées par

(1) Ce Champignon que Fr. et Patouillard regardent comme type d'un genre particulier, qui selon Fr. appartient aux Théléphorés et selon Patouillard aux Agaricinés, ne saurait être à mon avis éloigné des *Cantharellus* dont il a tout à fait la structure comme l'a fait remarquer M. Schulzer (*Oestrr. bot. Zeitschrift*, 1882, *Die heutige Gattung Agaricus*). En effet, non seulement cette espèce, mais encore le *C. tubæformis*, a fréquemment l'hyménium libre.

(2) Espèce nouvelle inédite, rapportée du Japon par le Dr Döderlein.

(3) *Ann. sc. nat.*, 1841, p. 16.

(4) *Loc. cit.*, p. 129. Ce Champignon est bien figuré dans les *Atliger Swampar* de Fries, pl. 91.

leur couleur jaune orangé ou même rouge-feu. Ils paraissent se rattacher à la base de la série « brun violet » par des formes telles que les *C. lutescens* et *cinereus*, qui sont tantôt brun violet, tantôt plutôt jaunâtres, et qui, par leur structure, tiennent assez exactement le milieu entre le *C. cornucopioides* et le *C. tubæformis*, qui, lui, est déjà jaune sur le stipe, mais encore brun sur le piléus. Il est très intéressant de constater que chez l'espèce qui se rapproche le plus des *C. cornucopioides* et *japonicus*, dont le thalle est en forme de corolle de *Petunia*, c'est-à-dire chez le *C. lutescens*, le stipe est vide, et que cette cavité reste ouverte au centre du piléus. Chez le *C. cinereus* B., cette cavité devient canaliculaire par l'épaississement des parois du stipe; enfin, chez le *C. tubæformis*, le stipe est tantôt plein, tantôt fistuleux; mais sa cavité ne s'ouvre plus à l'extérieur, parce que le piléus est devenu plus charnu.

Ainsi l'on peut suivre pas à pas, dans les formes actuelles, l'évolution du type *Cantharellus* jusque dans ses formes les plus élevées; ces dernières sont massives, entièrement jaune orangé, et ont des hyphés subhyméniaux qui commencent à différer de ceux de la chair. Le petit *Cantharellus ignescens nob.*, que j'ai découvert dans les environs de Pignerol, est très remarquable, non seulement par sa belle couleur feu, mais encore parce qu'il possède un hyménopode très distinct.

On peut donc s'attendre à ce que les *Cantharellus* rouge-feu, tels que le *C. cinnabarinus* Schw. (1) des États-Unis, soient les plus haut organisés du groupe.

Quant aux genres *Dyctiotus* Quel., *Leptoglossum* et *Leptotus* Karst., je ne les connais pas, et il reste à déterminer leurs affinités avec les formes des deux séries indiquées ci-dessus. Il en est de même de quelques Chanterelles d'autres couleurs et sessiles qu'on a décrites. On ne peut que recommander leur étude.

Les Chanterelles paraissent être répandues (1) surtout dans les climats tempérés de l'hémisphère nord (environ jusqu'au

(1) Schweinitz, *North american Fungi* (*Mém. Soc. phil. americ.*, vol. IV, 1843). Cette espèce doit-elle vraiment déjà être rangée parmi les *Hygrocybe*? (Voy. *Sylloge Fungor. de* Saccardo, n° 108.)

66e degré de latitude septentrionale). Ils diminuent vers l'équateur et surtout vers les pôles. Certaines espèces, telles que le *Cantharellus cibarius* et le *C. aurantiacus*, ont une aire de dispersion très considérable. La première espèce se retrouve dans l'Amérique du Nord, où elle est commune, et au Brésil ; la seconde croît même en Australie.

Camarophyllus.— Gymnocarpe. Lamelles adnées ou décurrentes. *Trame emmêlée.* Subhyménium étroit composé de fins éléments filiformes. Cellules hyméniales, claviformes, allongées, mais moins que chez les *Cantharellus*. Basidies 4-, ou souvent 2-sporiques. Cystides nuls. Spores arrondies, ovales, à profil dorsal aplati et à vacuole centrale (toujours?). Cuticule monostrate développée seulement sur le piléus, mince, mucilagineuse.

Espèces typiques : C. pratensis Pers., *C. virgineus* Wulf., *C. niveus* Scop., *C. bovinus* Fr.

Ce sous-genre de Fries doit être élevé au rang de genre.

Tel que je l'ai délimité ici, certaines espèces, que Fries considérait comme y appartenant, se trouvent en être exclues et rentrer dans les Hygrophores, dont elles ont les caractères. Tels sont les *Ag. nemoreus* Lasch., *caprinus* Scop., et probablement bien d'autres encore.

Le caractère distinctif des *Camarophyllus* est la trame emmêlée. On verra que, dans cette tribu, la trame constitue un caractère très précieux.

Les *Camarophyllus* n'ont pas, en général, des couleurs vives. Ceux que j'ai nommés sont blanc rosé ou bistrés. Ils ont d'étroites affinités avec les Chanterelles, qu'ils rappellent par la consistance céracée de l'hyménium et la forme générale du thalle. Il est à désirer qu'on étudie spécialement le *C. velutinus* Britzelm (qui, selon son inventeur, doit se rapprocher des *Cantharellus*), et en général les Chanterelles bistrées, blanches et rosées. Le *C. pratensis* est encore presque un *Cantharellus*.

D'autre part, les *Camarophyllus* ne diffèrent des Hygrophores que par leur trame.

Presque toutes les espèces connues du sous-genre de Fries habitent le nord de l'Europe. Neuf sont spécifiques aux montagnes élevées de Ceylan. Quelques autres, qu'on rencontre en Europe, ont été retrouvés en Australie, où elles ont été probablement importées, comme tant d'autres plantes européennes. Il est remarquable que l'Amérique du Nord et les pays chauds semblent en être totalement dépourvus. Serait-ce parce que ces contrées ont une moyenne isothère très élevée? On le croirait d'autant plus volontiers que certains *Camarophyllus* s'avancent jusque fort loin vers le nord. Le *C. bovinus* se retrouve, d'après Robert (1), en Islande, et le *C. virgineus* même jusqu'à 82°,27 de latitude boréale.

Hygrophorus. — Gymnocarpe-subangiocarpe (?). Cuticule monostrate. Lamelles décurrentes ou adnées. *Trame bilatérale* rarement pourvue d'un médiostrate. Subhyménium seulement chez quelques espèces supérieures. Cellules hyméniales comme chez les *Camarophyllus*, mais encore moins allongées. Basidies encore fréquemment bisporiques. Spores ovales allongées ou même subsphériques.

Espèces typiques : H. nemoreus Fr., *H. erubescens* Fr., *H. pudorimus* Fr., *H. limacinus* Fr., etc., etc.

Les Hygrophores sont très caractérisés par leur trame bilatérale, qu'on peut facilement se représenter dérivée de celle des *Cantharellus*, si l'on admet que la trame proprement dite de ces derniers ait déjeté peu à peu ses éléments en dehors et que le subhyménium se soit réduit peu à peu. Cette hypothèse s'appuie sur le fait que certains Hygrophores, tels que l'*hypothejus*, le *limacinus* et surtout l'*agathosmus* qui rappellent les Chanterelles par leurs caractères extérieurs, ont encore les cellules subhyméniales élargies vers l'extérieur, et bifurquées en deux branches inégales, tout à fait comme chez les Chanterelles supérieures (*C. cibarius*), tandis que les cellules de leur trame se déjettent déjà de côté. Les *H. nemoreus*

(1) E. Robert, *Observations sur les plantes en Islande* (*Liste des plantes*, par Vahl).

Fr., *erubescens* Fr., *pudorimus* Fr., *eburneus* Bell., *streptopus* Fr. et *olivaceo-albus* Fr. n'ont, par contre, pas de subhyménium. Les éléments de l'hyménium surgissent directement de ceux de la trame. Nous avons donc ici, probablement, un exemple de réduction fort remarquable.

D'après les auteurs, plusieurs *limacini* Fr. seraient pourvus d'un voile. Je ne me prononcerai pas à cet égard, mais je ferai remarquer seulement que tous les Hygrophores que j'ai étudiés jusqu'ici se sont trouvés être gymnocarpes, même l'*Agaricus olivaceo-albus* qui est considéré comme en possédant un.

Quant aux *H. Bresadolæ* Q., *H. hypothejus*, etc., où le voile doit être très manifeste, il reste à savoir : 1° si ce sont de vrais Hygrophores à trame bilatérale, et 2° ce que ce voile représente. Il se pourrait que le voile dérive ici du tissu péripédiculaire, et que, malgré cela, ces espèces soient gymnocarpes.

Au reste, il est à prévoir qu'il existe des Hygrophores semi-angiocarpes, et ils seront les bienvenus dès qu'ils auront été vraiment reconnus comme tels.

Quant à l'*H. chrysodon* Batsch (Elench, Contin. I, fig. 212, ou mieux encore dans Gillet, *Champign. de la France*, 1878), ce n'est pas une espèce, quoiqu'elle ait été considérée comme telle par tous les auteurs. Je l'ai recueillie dans différents pays, mais j'ai toujours constaté qu'elle représente un état pathologique de l'*H. eburneus* Bull. (*Jozzolus* DC.), qui est déterminé par la présence de bacilles (longs de 1-2 μ) et de microcoque. Les cellules du Champignon perdent leur protoplasme ; il se dégénère en gouttes huileuses d'un jaune doré (d'où la coloration du Champignon) dans les cellules superficielles du thalle. Il nous paraît qu'il en est de même de l'*H. leucocephalus*, si caractérisé par son odeur vireuse forte, et, comme le précédent, par sa consistance plutôt aqueuse molle. Je l'ai aussi toujours trouvé rempli de bactéries.

Hygrocybe. — Cuticule nulle ou mucilagineuse, dépourvue d'hypoderme. Lamelles décurrentes libres. Trame régulière. Hyménium et subhyménium comme chez les *Camarophyllus* ;

rarement le subhyménium gélifié. Cystides assez souvent développés, inconstants, simplement coniques. Spore ovale-cylindrique, plus rarement obovale, souvent étranglée quelque peu en son milieu.

Les Hygrocybes sont presque tous ornés de couleurs éclatantes, rouges ou jaunes, de diverses nuances; ils sont rarement bruns, gris, blancs ou même verts.

Beaucoup d'entre eux changent plus ou moins de couleur avec l'âge; témoin l'*H. pulcherrima* nob., espèce encore inédite que j'ai découverte en Suisse (1881), et qui ne semble différer du *H. marginata* Peck (États-Unis) que par sa coloration remarquable. Les jeunes exemplaires, hauts jusqu'à 2 centimètres, sont d'un rouge carmin intense; ceux d'âge moyen, d'un jaune doré vif avec le sommet du piléus rouge-sang; enfin les vieux sont entièrement jaunes, comme l'*H. obrussea* (1).

Les formes que je connais du sous-genre Friesien qui doit dorénavant constituer un genre, se groupent très bien comme suit :

a. *Coccineæ.* — Carpophore plus ou moins svelte, à lamelles épaisses, peu nombreuses, souvent encore entrecoupées de rides décurrentes. Trame à hyphés irréguliers, courts, subparallèles. Spores cylindracées, souvent étranglées en leur milieu et à extrémités inégalement dilatées; au reste, très variables dans un même hyménium.

Esp. principales : H. coccinea Schaeff., *H. miniata* Fr., *H. coccinella* Ehrenbg (2), *H. pulcherrima* Fd., *H. obrussea* Fr.,

(1) Certains exemplaires de l'*H. pulcherrima* Fd. correspondent assez bien à la figure 1, pl. 550, vol. II, des *Champignons de la France* de Bulliard, et surtout à celles que Fr. donne dans son *Icon. Select. Hymenomyc.*, I, tab. 83, pour le *Myc. rhæborrhiza.*

(2) Forme négligée dans le *Sylloge*, très caractérisée par ses hyphés filiformes très fins, ses cystides et ses poils piléiques de même forme (pl. VII, fig. 7, K). Elle est bien différente de l'*H. miniata* avec laquelle on l'a réunie. Voy. au reste la description de Wallroth : *Flora cryptog. Germaniæ* (*inter Agaricos dubios*).

H. chlorophana Hoffm., *H. ceracea* Hoff., *H. calyptriformis* B. (= *amœna* Gillet).

b. *Puniceæ.* — Cuticule monostrate visqueuse, fort épaisse. Lamelles adnées ou décurrentes, se détachant souvent du stipe dans l'âge. Trame régulière à fibres assez courtes. Subhyménium *mucilagineux*, le plus souvent large. Spores arrondies.

Esp. princip. : H. punicea Fr., *H. læta* Pers. et une autre autre espèce des hautes Alpes suisses, qui ne semble différer de l'*H. sciophana* Fr. que par son stipe jaune vigoureux.

c. *Conicæ.* — Cuticule régulière mucilagineuse, mince, développée sur le stipe comme sur le piléus. Lamelles adnexes ou libres. Trame très régulière à hyphés très allongés. Tissu connectif développé. Subhyménium très étroit. Spores cylindriques-ovales arrondies.

Esp. princip. : H. conica Bull. et toutes les formes voisines ; *H. trista* Pers., *H. aurantio-crocata* Secret., enfin l'*H. intermedia* Pass., et l'*H. psittacina* Schaeff. Cette dernière espèce s'éloigne quelque peu de ce type par le développement plus considérable de la cuticule, qui a presque la structure de la cuticule visqueuse.

d. *Mycenæ.* — Cuticule monostrate, pileuse-celluleuse. Trame et subhyménium étroits (au reste comme en *a*). Cystides souvent bien développés métuliformes. Spores allongées à profil de segment de cercle. Tissu connectif et fondamental bien distincts.

Esp. princip. : H. stipularis Fr., *H. acicula* Fr., *H. fibula* et probablement le *Mycena gracillima* Dur. et Lév. (1), de l'Algérie, et le *flavo-miniata* B. de Sikkim.

Ces Champignons, sauf la dernière espèce, ont été considérés avec quelque raison comme des *Mycena* et des *Omphalia ;* mais ils se rattachent si étroitement par leur port et l'aspect de leurs tissus aux *Coccineæ* par l'*A. coccinellus* Ehrenbg (probablement aussi par l'*aurantio-lutea* B. et C. des U.-S.)

(1) *Exploration scientifique de l'Algérie*, pl. 31, fig. 2.

et sont si étrangers dans les autres groupes, qu'il paraît plus indiqué de les réunir aux Hygrocybes dont ils dérivent très probablement.

Les formes des autres groupes ont des affinités très marquées avec certains *Cantharellus*, *Camarophyllus* et *Hygrophorus :* ainsi le *Cantharellus cinnabarinus* Schw. est considéré par Morgan comme *Hygrocybe*, tandis que l'*Hygrocybe Cantharellus* Schw. doit avoir d'étroites affinités avec les Chanterelles. L'*H. nivosa* B. et Br. de Ceylan paraît se rapprocher plutôt des *Camarophyllus;* enfin l'*A. psittacina* Schæff. doit, selon Berkley et Broome, avoir des affinités avec l'*Hygrophorus multicolor* de Ceylan.

Les Hygrocybes ont une disposition géographique semblable à celle des Chanterelles. Ils s'avancent beaucoup vers le nord.

L'*H. miniata* se retrouve en Laponie (Karsten), le *H. conica* en Islande (1), il est vrai une forme jaune qui paraît être fréquente dans le Nord (2). Dans les pays chauds et déjà même dans l'Europe centrale, ils sont plus fréquents sur les pointes des montagnes. O. Heer avait déjà remarqué ce fait pour l'*H. conica*. D'après mes observations, les Hygrocybes sont plus fréquents sur les sommets des Alpes centrales et des Apennins que dans les vallées environnantes que j'ai parcourues. Plusieurs espèces européennes ont été retrouvées sur les hautes montagnes de Ceylan, où l'on en a découvert une grande quantité d'espèces.

Tribu II. **Mycénés.**

Formes élancées, gymnocarpes ou ordinairement (?) semi-angiocarpes (peut-être même en partie angiocarpes). Piléus campanulé, recouvrant tout le stipe encore bulbiforme à la fin de la période primordiale, à cuticule mono- ou polystrate. Stipe cortiqué ou médullé, fistuleux, très long. Lamelles adnées, à crochet décurrent.

(1) E. Robert, *loc. cit.*

(2) Karsten, *Mycologia fennica*, p. 203.

Trame ordinairement assez régulière. Subhyménium étroit à hyphes filiformes. Hyménopode rarement développé (*Myc. filipes*). Cellules hyméniales moyennement allongées, claviformes. Basidies 4-, rarement 2-sporiques. Spores comme dans la tribu I, munies cependant quelquefois de pores calleux (voy. § 73). Cystides fréquents, cuspidés ou cylindriques-subconiques. Mycélium primaire peu apparent. Mycélium secondaire le plus souvent très développé.

Genres : Mycena, Hiatula, Omphalia, Delicatula nob.

Mycena. — Cuticule piléique celluleuse, à épicutis mucilagineux ou fibreux. (Ne connaissant les jeunes primordiums d'aucune espèce, je ne puis pas indiquer avec certitude quel est leur mode de développement. Il me paraît probable que l'épicutis n'est pas ici seulement un voile général, mais bien la cuticule primordiale développée, comme chez les Hygrophores.)

Les Mycènes forment un groupe riche en espèces et en types d'organisation différente, ces derniers ne sont exprimés qu'en partie par les sous-genres de Fries. Ici plus qu'ailleurs peut-être, on ressent le manque complet de connaissance des primordiums.

En général cependant, on ne peut pas se méprendre sur la parenté des Mycènes. Ils dérivent en partie directement des Hygrocybes, et en partie des Camarophylles. C'est ainsi que les *Adoneides* de Fr. se rattachent étroitement aux Hygrocybes du groupe *a* par des formes telles que *H. calyptriformis* B.

Le *Mycena lineata* est même quasi un Hygrocybe; il n'a pas de cuticule celluleuse et, selon Voglino, les basidies tri-hexasporiques; à l'ordinaire cependant 4-sporiques.

Les *Glutinipedes* se rattachent en partie aux Hygrocybes par les *Mycena alcalina*, *epipterygia* et en partie aux *Camarophyllus* par les *M. vulgaris* et voisins.

Les *Calodontes* ont probablement hérité des belles couleurs des Hygrocybes *d* auxquels ils semblent se rattacher, au moins en partie. Quelques espèces paraissent voisines de l'*H. coccinella* (groupe *a*).

Les *Lactipedes* sont très voisins des *Calodontes*, au moins à ce qu'il me semble.

Quant aux *Fragilipedes* et aux *Rigidipedes*, je ne suis pas du tout fixé à leur égard. Chez ces derniers, l'épicutis acquiert un développement considérable. Il se pourrait d'autant plus qu'ils soient angiocarpes que certaines formes du *Mycena galericulata* possèdent un rudiment de voile marginal dans la jeunesse.

Les *Myc. lævigata* Secret. et *flavo-alba* paraissent se rapprocher plutôt de certains *Omphalia* de Fr.

Enfin, les *Basipedes* qui, si j'en juge par le *Mycena tenerrima*, ont un développement tout à fait semblable au *Coprinus stercorarius*, paraissent dériver des *Calodontes*.

Quant au genre *Hiatula* Fr., il me paraît probable qu'il a aussi ce même mode de développement et une cellule vésiculeuse.

Les cinquante espèces de *Mycena* que j'ai étudiées ne me permettant pas de comprendre suffisamment ce genre, je me limiterai à ces quelques remarques. J'en ai dit cependant suffisamment pour montrer que ce genre est bien éloigné de pouvoir être compris, par exemple, comme les *Cantharellus*. Ici comme ailleurs, on a tout à attendre de cultures et de monographies d'espèces et de groupes.

Les *Mycena* de Fr. (actuellement 261 espèces) sont beaucoup plus nombreux que les Hygrocybes, mais ont à peu près la même dispersion géographique; ils ne s'avancent cependant pas autant vers le nord et sont plus fréquents dans les plaines. Ils paraissent être fort nombreux dans l'Himalaya et sur les montagnes de Ceylan ; il en existe aussi probablement un assez grand nombre dans les pays chauds, mais il se pourrait qu'on ait pris des *Marasmius* aqueux pour des *Mycena*. Les *Mycena debilis* et *tenerrima* sont remarquables par leur dispersion : la première de ces espèces habite l'Europe, la Sibérie, l'Amérique boréale, l'Afrique australe et l'Australie ; la seconde ne se trouve pas en Sibérie et dans ces deux dernières régions, mais par contre à Ceylan et à Cuba. Quant au

Marasmius bambusinus, si répandu dans les tropiques, il reste à savoir si c'est vraiment un *Marasmius* et non un *Mycena*.

Omphalia. — Je connais trop peu ce genre, déjà sensiblement réduit par Fries, pour qu'il me soit possible d'émettre une opinion à son égard.

Je remarquerai seulement que l'*O. fibula* est un *Hygrocybe*; l'*O. griseo-pallida* Desmaz. a le stipe plein, et la structure de beaucoup de *Clitocybe*; l'*O. scyphoides* (1), vu sa structure extraordinaire (voy. § 58), est peut-être un *Xerotus*, mais en tout cas il n'appartient pas à cette série; il me paraît qu'il en est de même de l'*Omphalia campanella*, qui semble se rapprocher surtout des *Pleurotus*.

Le manque de cuticule (celle-ci est tout au plus rudimentaire) qui semble, à première vue, caractériser les Omphalies, soit les distinguer des *Mycena*, se retrouve chez les *Clitocybe*. On peut en dire autant de presque tous les autres caractères.

Ce genre a besoin, encore plus que le précédent, d'être foncièrement revisé. Ce n'est que par une étude très approfondie des formes qu'on pourra arriver à savoir si, par exemple, l'*Omphalia Oniscus* Fr., dont la trame pourrait presque être considérée comme bilatérale, tient ce caractère des Hygrophores ou non.

Quant aux *Omphaliæ integrellæ* Fr., je les considérerais volontiers, avec quelques *Mycena*, comme formant un genre particulier qu'on peut nommer et caractériser comme suit :

Delicatula. — Cuticule primordiale dense et fugace, trame à éléments irréguliers. Lamelles décurrentes au moins dans la jeunesse, souvent très réduites (rides). Basidies émergentes. Spores subfusiformes allongées ou rarement ventrues. Subhyménium à peine indiqué, rarement bien développé (*O. integrella* Fr.).

Espèces principales : O. integrella, O. microscopica, O. echinipes.

Ce petit genre diffère probablement des *Hyatula*, si, comme

(1) *O. buccinalis Secret* (*Mycogr. Suisse*, II, 413).

j'ai tout lieu de le croire, le *Mycena tenerrima* en est un, par la forme des spores, la cuticule (celluleuse chez *Hyatula*) et le développement subangiocarpe.

TRIBU III. **Amanitacés.**

Formes subangiocarpes—endocarpes (1). *Trame bilatérale.*

Genres : Mucidula Pat. (2), *Amanita* Pers., *Amanitopsis* Roze (3).

Mucidula. — Subangiocarpe. Voile général fort épais mucilagineux, revêtant, sous forme de cuticule visqueuse, le piléus et le stipe, jusqu'aux deux tiers de sa hauteur, où il s'élargit en anneau dressé ou rabattu. Trame bilatérale. Spores grandes, sphériques, lisses.

Espèces principales : l'*Armillaria mucida* Fr. (forma *illinita* Secret.) et très probablement les *Lepiota illinita* Fr., *eurhiza* B. (Ceylan), *A. nardosmia* Ellis (Amér. sept.), ainsi que plusieurs des autres *Armillaria* de Fries, qu'il avait rangées dans ses *Collybiæ annulatæ.*

Ce genre, que j'avais déjà reconnu en 1882, et nommé *Myxoderma*, a été publié récemment par Patouillard de la manière suivante :

« *Mucidula.* — Stipe annulé central. Lames adnées. Spores sphériques, lisses, volumineuses. Plantes lignicoles. Les espèces du genre *Mucidula* se rapprochent des genres *Armillaria* et *Armillariella* par la présence d'un anneau, mais en diffèrent par le stipe cartilagineux ; elles ont également des rapports avec plusieurs Collybiés, mais ceux-ci sont dépourvus d'anneau.

« Espèces principales : *Mucid. mucida*, etc. »

Ainsi, Patouillard n'a pas mentionné la trame bilatérale, ni les affinités les plus probables de ce genre intéressant,

(1) J'entends indiquer partout, par de semblables grands traits d'union, toutes les formes intermédiaires entre les deux choses exprimées par les mots qu'ils relient.

(2) *Hymén. d'Eur.*

(3) *Bull. Soc. bot. de France*, 1876.

qui établit une transition très naturelle entre les Hygrophores supérieurs et les Amanites. En effet, on n'a qu'à se figurer que le bulbe devienne plus considérable (l'*Ag. fracidus* [*Mycogr. suisse*, p. 65] (une forme de l'*Ag. mucidus* Fr.) a une *petite bulbe arrondie dure*, dit Secretan, ce qui est exact), qu'il se creuse pour enchâsser le primordium, et nous aurons un Champignon fort semblable à une Amanite oblitérée. Or il est intéressant de constater que le stipe est écailleux au-dessous de l'anneau chez l'*Agaricus læquatus* Fr. (ce qui indique que le stipe de cette forme se différencie davantage que celui de l'*Ag. mucidus*) et chez les *Amanita* oblitérées à petit bulbe, telles que l'*A. valida*, l'*A. circinnata* et surtout chez le *Lepiota parvannulata* Lasch. qui, d'après mes observations, se trouve être un *Amanita*, ou plutôt, vu son développement probable, un genre nouveau.

Cette dernière forme est surtout intéressante, car elle ne paraît pas être endocarpe, mais seulement angiocarpe ou même subangiocarpe. L'unique exemplaire de cette petite espèce que je possède, le seul que j'aie jamais trouvé, à Pignerol, demande à être étudié avec grand soin sous ce rapport, et je n'ai pas eu le loisir de m'en occuper jusqu'ici. Il paraît n'avoir aucun bulbe, et d'autre part, a un piléus légèrement granuleux, une trame bilatérale typique et des basidies comme celles de l'*Amanita rubescens;* ses spores subsphériques sont assez grosses.

Je serai très reconnaissant envers les mycologues qui, possédant des jeunes stades, tant des espèces supposées de *Mucidula* que du *Lepiota parvannulata*, voudront bien me les faire parvenir pour les étudier.

Les *Mucidula* supposés, sont répandus surtout dans les contrées chaudes et tempérées de l'hémisphère nord. Elles sont arboricoles ou terrestres.

Amanita. — Formes endocarpes. Bulbe primordial composé de sphérocystes et de tissu connectif (voy. § 33). Cuticule piléique mucilagineuse. Valve oblitérée ou sacciforme, homo-

logue au voile général des formes angiocarpes. Voile supérieur annuliforme (manchette, collier, anneau) restant attaché au stipe et à la tranche des lamelles. Trame bilatérale avec médiostrate. Subhyménium souvent distinct, celluleux. Paraphyses claviformes. Basidies peu émergentes.

Espèces principales : probablement toutes les Amanites à stipe annulé.

Elles se rangent en deux groupes.

a. Spores ovales-allongées. Amanites oblitérées ou (formes supérieures) volvacées. Voile supérieur toujours annuliforme. Basidies peu émergentes.

Ici : *Am. cæsarea* (1) Scop., *muscaria* (2) L., *excoriata* Secret., *pantherina* DC. (3), *excelsa* Fr., *valida* Fr., *circinnata* Pers., *rubescens* (4) et probablement les *Am. coccola* Scop., *ovoidea* Bull (5), *cariosa* Fr., *scobinella* Fr., *Franchetti* Boud. (6), etc.

b. Basidies sveltes, spores sphériques, voile supérieur peu développé restant attaché souvent au stipe sous forme d'écailles.

Ici : les *Am. spissa* Fr., *phalloides* Fr. (7). *viridis* Pers. (8), *verna* Pers. (9), *virosa* Fr. (10), *Mappa* Fr. (11), *junquilla*

(1) Krombholz, *loc. cit.*, tab. 8. — Cordier, *Champignons comest.*, pl. 1. — Viviani, *loc. cit.*, pl. 30. — Harzer, *Naturgetreue Abbildung der vorzügl. Pilze*, Dresde, 1842, tab. 30.

(2) Les bonnes figures de ce Champignon sont rares; voy. Harzer, *loc. cit.*, pl. 1. — E. Fries, *Atligar Swampar*, tab. 1.

(3) Ahles, *Die Pilze*, Esslingen, 1876, pl. 14.

(4) Bolton, *loc. cit.*, tab. 47. — Venturi, *Studj. micologici*, Brescia, 1842, tab. II.

(5) Viviani, *loc. cit.*, tab. 34. — Alberti, *Funghi mangerecci*, Milano, 1829. (Contient des figures, assez peu soignées il est vrai, de jeunes états de développement de cette plante.)

(6) Boudier, *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXVIII, pl. II.

(7) Bernhard, *Champignons de la Rochelle* (*Ann. du Muséum*, 1882, pl. I). — Viviani, *loc. cit.*, tab. 15, fig. 3.

(8) Viviani, *loc. cit.*, tab. 14, fig. 5-9.

(9) Ahles, *loc. cit.* (*Am. phalloides*), pl. 13. — Venturi, *loc. cit.*, fig. 13, pl. II.

(10) Fries, *Atl. Swampar*, tab. 84.

(11) Existe-t-il vraiment une forme de ce Champignon à piléus jaune-citron

Quel. (1), et probablement les *Am. hyperborea* Karst. (2), *strobiliformis* Bernh. (3), *echinocephala* Vitt. (4).

Amanitopsis, Roze. — Voile supérieur demeurant attaché à la volve par suite du mouvement hyponastique du piléus, qui se fait de très bonne heure. A l'état développé du Champignon, l'anneau se retrouve normalement attaché aux parois internes de la volve. Paraphyses réduites, souvent isodiamétriques comme les cellules subhyméniales.

Espèces principales : Am. lividus Pers. (5), *Am. plumbeus* Schaeff. (6), *albus* Fr. (7), *urceolatus* Viv. (8), *spadiceus* Pers. (9), *fulvus* Fr., *inauratus* Secret. (10), *vaginatus* Bull. (11), et une quantité d'autres formes moins stables que celles que je viens de nommer.

Roze n'avait fondé son genre que sur le manque apparent d'anneau au stipe, ce qui n'était pas suffisant; à peine peut-on le reconnaître maintenant, surtout pour des raisons pratiques. L'*Amanitopsis albus* Fr. a, par exemple, des paraphyses et en général un hyménium, qui rappelle vivement celui de l'*Am. Mappa* et formes voisines.

Les Amanites (*Amanitopsis* inclus) sont si caractérisées par leurs caractères extérieurs, que, depuis Persoon qui les avait

vif, comme le représentent les figures 1, pl. III, de Cordier, *loc. cit.*, et pl. 13, de Venturi, *Studj. micol.* Ce dernier auteur dit, il est vrai : *Capello di una tinta citrina che talvalta s'imbianca.* Cette forme serait à l'*Am. Mappa* ce que l'*Am. junquilla* Q. est à l'*Am. phalloides* typique.

(1) Quelet, *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXIII, p. 324.

(2) Karsten, *Mycologia fennica*, Helsingfors, 1876, p. 27.

(3) Bernhard, *loc. cit.*, fig. 1.

(4) *Loc. cit.*, II, 346; *A. strobiliformis* Q. (*Champignons du Jura*), p. 30, tab. 1, fig. 1.

(5) Krombholz, *loc. cit.*, tab. 1, fig. 1.

(6) Cordier, *loc. cit.*, pl. 5, fig. 2.

(7) Greville, *Scot. cryptog. Flora*, tab. 18.

(8) Viviani, pl. 4.

(9) Bolton, *Fungusses*, tab. 49 (*Ag. pulvinatus*).

(10) *Id.*, tab. 38, fig. 1. Ne pas la confondre avec l'*Am. vaginata*, var. *aurantiaca* Harzer, pl. 14, fig. 4-6, qui est peut-être l'*inaurata* de Secret., *loc. cit.*, n° 34.

(11) Bulliard, *loc. cit.*, tab. 98.

opposées à tous les autres Agarics, presque tous les auteurs les ont considérées comme représentant le type le plus élevé parmi ces Champignons. Nous avons déjà dit que Brefeld les considérait comme se rapprochant beaucoup des Gastéromycètes et qu'il en faisait dériver toutes les autres formes par voie de régression.

D'après ce que j'ai rapporté jusqu'ici, il ressort avec évidence que le genre *Amanita* doit être considéré comme un des sommets des séries de formes qui dérivent des CanthARELLés. Au moins la trame bilatérale, que j'ai constatée chez toutes (29) les espèces à moi connues, y compris une forme japonaise (collection Döderlein), et les spores à membrane simple ne trouvent-elles leur explication naturelle que dans la position systématique que j'assigne ici aux Amanites. Il n'est pas inutile de remarquer ici à ce propos que tous les Champignons de ce genre possèdent des *vaisseaux oléifères* (voy. la tribu suivante) et des *hyphés oléifères* qu'on rencontre surtout chez les *Hygrocybe*, les *Mycena* et les *Lactarius*.

Chez les *Amanita* ils sont particulièrement développés à la surface du piléus, mais chez plusieurs, surtout chez l'*Am. cæsarea*, ils sont très développés même dans le thalle, qu'ils irriguent comme le feraient des vaisseaux laticifères auxquels ils ressemblent beaucoup.

Les Amanites ont à peu près la même dispersion que les Hygrophores. Elles paraissent être cependant plus fréquentes en Australie. De certaines formes s'avancent jusqu'au sud du Groenland (1) et dans la Laponie (*Am. vaginata* et *hyperborea* Kart.). D'autres, telles que l'*Am. muscaria*, sont presque cosmopolites. On la retrouve dans toute l'Europe, l'Asie jus-

(1) Le sud du Groenland est, comme l'on sait, sur la même isotherme que les côtes septentrionales de l'Islande et de la Laponie, qui se trouvent cependant 1-2 degrés plus au nord. L'*Am. vaginata* y a été rencontrée par la seconde expédition allemande au pôle nord (*Zweite deutsche Nord polar-expedition*, vol. II, p. 89).

qu'au Kamtschatka; dans les U.-S. (1) et dans le sud de l'Afrique. Les pays tropicaux ont quelques formes d'*Amanita* particulières. L'Amanite japonaise mentionnée plus haut est voisine de l'*Amanita rubescens*.

Tribu IV. **Lactario-Russulés**.

Formes typiquement gymnocarpes, généralement trapues, à stipe central ou excentrique, à lamelles adnées-décurrentes, à cuticule nulle, mono- ou souvent polystrate, développée souvent seulement au piléus; très caractérisées surtout par leur tissu différencié : 1° en hyphés fondamentaux isodiamétriques (sphérocystes), qui sont groupés en agglomérations cylindriques ou subsphériques dans les mailles formées par : 2° le tissu connectif, très développé; 3° en hyphés et vaisseaux oléifères, et 4° en vaisseaux laticifères chez les *Lactarius*.

Subhyménium toujours bien développé, celluleux, souvent pourvu d'un hyménopodium. Basidies ordinairement peu émergentes, souvent assez semblables aux paraphyses. Spores jamais lisses, sphériques-ovoïdes. Cystides rarement nuls, plus ou moins enfoncés par leur base dans le subhyménium, claviformes mucronés, coniques, cuspidés, ou même fusiformes. Mycélium secondaire nul.

Genres principaux : Russula Pers. *Lactarius*, Fr.

Russula. — Cuticule souvent différenciée en hypoderme et épicutis, rarement autant développée sur le stipe que sur le piléus. Lamelles jamais décurrentes. Trame constituée surtout par les sphérocystes. Hyménopode ordinairement développé, composé exclusivement de hyphés connectifs. Spores sphériques, échinulées, jamais réticulées, blanches ou (par leur contenu) jaunes. Tissu fondamental groupé autour des vaisseaux oléifères.

Il ressort de mes recherches, qui s'étendent à trente-huit espèces, que le groupement des Russules, tel que Fries l'a

(1) Schweinitz, *North American Fungi* (*Mém. Soc. phil. amer.*, Philadelphia, 1834).

établi, correspond assez exactement aux affinités naturelles des formes entre elles, telles qu'on peut les déduire de leur structure. Beaucoup d'espèces se trouvent, il est vrai, n'être pas à leur place ; mais plusieurs des types principaux établis par Fries, tels, par exemple, que les *Compactæ*, *Rigidæ*, peuvent déjà être considérés comme définitivement acquis pour la science. Je n'ai pas l'intention de caractériser ici les groupes de Fries, attendu que le matériel d'étude dont je dispose ne me permet pas encore de traiter cette matière assez également. Je me bornerai à faire remarquer que la plus haute différenciation des tissus se rencontre chez les *Russulæ chromosporæ* (*R. lutea*, *ochracea*, *chamæleontina*, *alutacea*, etc.). Non seulement l'hyménopode, le subhyménium, la trame et la cuticule sont très individualisés (voy. pl. VI, fig. 1), mais aussi les basidies deviennent plus courtes et les paraphyses plus isodiamétriques, ce qui, comme nous l'avons dit, accompagne partout ailleurs une plus grande différenciation dans les tissus, ou au moins d'autres caractères supérieurs.

L'opposé se rencontre chez les Russulés leucosporés, spécialement chez le *R. livida* et surtout chez les *R. compactæ* et *rigidæ*. Tandis que chez les Russules supérieures, la cuticule est visqueuse, de structure typique, pourvue d'un hypoderme bien distinct; ce dernier est dense, souvent même à peine développé (*R. elephantina*) chez les espèces inférieures.

C'est pour cette raison que la classification de Fries, qui repose en grande partie sur les qualités de la cuticule, se trouve être assez naturelle.

Les Russules ont à peu près la même dispersion que les Hygrophores; elles sont cependant plus nombreuses dans les États-Unis. Le *Russula emetica*, qui se retrouve en Islande et en Laponie (1), croît, paraît-il, aussi à Ceylan (B. et Br.). Le *R. alutacea*, fréquente en Europe, se retrouve en Chine, où il est

(1) Je ferai remarquer ici, une fois pour toutes, que les renseignement que j'ai donnés sur la dispersion des espèces exotiques, dans le cas où ils n'existent pas dans le *Sylloge Fungorum* de Saccardo, proviennent pour les espèces de l'Inde et de Ceylan, des ouvrages de Berkeley et Broome (*Enumeration of the*

aussi porté sur les marchés (1). Les pays tropicaux paraissent être entièrement dépourvus d'espèces endémiques.

Lactarius. — Cuticule souvent également développée sur le stipe et le piléus, rarement nulle (*Lactarius cyathula*). Lamelles ordinairement arquées, adnées, souvent décurrentes. Trame *dépourvue de sphérocystes*, ou ces dernières développées seulement dans le dos des lamelles. Hyménopode souvent développé. Spores réticulées, interrupto-réticulées, verruqueuses ou raremeut échinulées. Tissu fondamental toujours pourvu de vaisseaux laticifères et oléifères.

Ici aussi, la classification de Fries embrasse des groupes vraiment naturels; ces derniers cependant augmenteront nécessairement de nombre lorsqu'on connaîtra mieux ce genre, car la structure des spores, celle de la cuticule et en général celle du thalle varient passablement. Ainsi les *Lact. mitissimus* et *alenus* sont nus, les *L. tithymalinus*, *aurantiacus* et *camphoratus* ont une cuticule sèche plus ou moins développée. Les *Lact. umbrinus*, *piperatus*, *pergamenus* ont une cuticule dense qui devient poileuse chez certaines variétés du *L. piperatus* et surtout chez les *L. vellereus*, *torminosus* et *cilioides*. Chez ces dernières espèces, elle est en outre un peu mucilagineuse. Les *L. circellatus*, *scrobiculatus*, *controversus*, *fascinans* ont une cuticule mucilagineuse dense, qui devient plus liquide chez les *L. pinus*, *zonarius*, *deliciosus*, *trivialis*, *violascens*. Enfin chez les *L. subdulcis*, *theijogalus*, *plumbeus* et *volemus*, etc., la cuticule devient celluleuse, pseudo-parenchymatique.

Les Lactaires ont exactement la même dispersion que les Russules. Comme celles-ci, ils sont presque entièrement localisés dans la zone tempérée de l'hémisphère nord.

Fungusses of Ceylan, in *Journal of Linn. Soc.*, 1871, 1873, etc.), pour celles des pays tropicaux de l'Amérique, de ceux de Fries, de Berkeley et Curtis, de Léveillé et de Montagne, pour l'Australie de ceux de Cooke et de Berkeley, publiés dans la *Grevillea;* enfin pour la Laponie et le nord de l'Europe, de ceux de Fries et de Karsten.

Toutes les autres sources sont indiquées spécialement.

(1) Iungh, *Cryptogames de Java* (*Ann. sc. nat.*, 1841, p. 318).

Le fait que les Russules ont une organisation beaucoup plus complexe que les Lactaires inférieurs, montre qu'il ne faut pas songer à aligner ces genres simplement l'un à la suite de l'autre. Il me paraît probable, au contraire, que certains types de *Lactarius* et de *Russula* dérivent directement des Hygrophores. Les *Russulæ compactæ* sont très instructifs à ce point de vue. Non seulement ils se rattachent par des formes telles que les *R. albo-nigra* et *Lact. chloroides* aux Lactaires, et par d'autres, comme le *R. elephantina*, aux Russules typiques, mais ils se rapprochent encore des Hygrophores par le *R. adusta*. Cette espèce a un subhyménium si large que la trame est presque réduite à un médiostrate, et que l'on peut presque parler ici d'une trame bilatérale comme chez les Hygrophores.

Or il est très intéressant de constater que l'*Hygrophorus caprinus* de Scopoli, qui, par sa rigidité, l'épaisseur de ses lamelles jaunâtres, sa couleur grise, sa cuticule dense et son port, rappelle le plus lesdits *Russula*, possède aussi une trame à médiostrate très prononcé, composée de cellules irrégulières subisodiamétriques.

C'est à des études à venir de sanctionner ou de rejeter cette parenté supposée. Je la donne ici pour ce qu'elle vaut, comme une simple remarque pour attirer l'attention des mycologues sur ce point, car, d'autre part, on doit avouer que l'on ne connaît aucun autre Agariciné qu'on puisse comparer soit aux Lactaires, soit aux Russules.

Note histologique. — Les tissus des Lactario-Russulés présentent un si grand nombre de particularités remarquables que nous devons nous y arrêter un instant. Nous devons, en particulier, étudier les *vaisseaux laticifères*, et ceux que Bonorden appelait *Saftgefässe*, vaisseaux à sève, mais qu'il convient plutôt d'appeler *vaisseaux oléifères*, vu leur contenu oléagineux.

Vaisseaux et hyphés oléifères. — Dans le cas le plus simple, les hyphés dont nous parlons ne se distinguent du tissu ambiant que par leur contenu d'apparence huileuse. Ils peu-

vent se trouver intercalés dans une série de cellules, ou être constitués par un hyphé connectif quelconque. C'est cette forme la plus simple, que j'appellerai spécialement hyphés oléifères. On les rencontre chez une foule de Champignons, mais ils sont particulièrement fréquents chez les Agarics de cette série. Ils ne sont autre chose que des cellules remplies d'un contenu oléagineux qui paraît dériver d'une dégénération graisseuse du protoplasme. Cette substance doit être vraiment une huile grasse, attendu qu'au moins chez l'*Am. livida*, elle se saponifie parfaitement par la soude et la potasse et qu'elle n'est pas soluble à froid dans l'alcool absolu, mais facilement dans la benzine, l'éther, etc., en un mot qu'elle en présente les principales réactions, tant physiques que chimiques.

Les hyphés oléifères sont surtout fréquents dans le tissu connectif et en général chez les Champignons à hyphés fins. Si la dégénération graisseuse s'étend au contenu d'une série de hyphés, il arrive fréquemment que les cloisons sont résorbées, et il se forme de cette manière de vrais *vaisseaux oléifères*. J'ai constaté, dans les gros vaisseaux oléifères de la cuticule de l'*Amanita excelsa*, que les cloisons étaient très rares, et qu'elles paraissaient extrêmement minces et granuleuses, dégénérées en un mot, lorsqu'on dissolvait le contenu huileux des vaisseaux. Chez les jeunes *Pluteus umbrosus* Pers., *Coprinus cinereus* (coloré au picro-carmin) et d'autres encore, où ces hyphés paraissent former un système de vaisseaux, on les voit se ramifier toujours davantage, à mesure qu'ils s'éloignent de la base du primordium, et se terminer dans la cuticule. Ils sont très saillants, mais moins continus chez les *Hygrocybe conica* et *H. calyptræformis*.

Leur contenu, dans bien des cas, paraît ne devenir huileux qu'à la mort des cellules ; au moins ai-je fréquemment vu augmenter de beaucoup la matière huileuse dans des hyphés de coupes que j'observais depuis quelques heures. Telle est peut-être l'explication du fait qu'ils sont en général plus abondants dans les exemplaires conservés dans l'alcool que

dans les exemplaires frais, où on les distingue souvent à peine à leur contenu granuleux. D'autres fois ils sont plus évidents (1).

Seule, une étude sérieuse de leur contenu à diverses époques de la vie du Champignon pourra nous renseigner sur leur valeur physiologique éventuelle.

Je range également parmi les vaisseaux oléifères les hyphés axiles des groupes de sphérocystes des Lactario-Russulés, décrits par de Bary. On sait, depuis les recherches de Bonorden, de de Bary, de Hoffmann et de Boudier, etc., que les sphérocystes de ces Champignons sont disposés, comme je l'ai dit ci-dessus, d'une manière particulière dans les mailles du tissu connectif qui est très développé. On aperçoit facilement cette dernière en comparant une section transversale par exemple du stipe d'un *Lactarius* avec une section longitudinale de la même région. On voit alors dans la première coupe que les sphérocystes sont groupés en forme de rosette (2), autour d'un canal central très fin; tandis que dans la coupe longitudinale, les groupes de sphérocystes sont assez irrégulièrement allongés parce qu'ils suivent les sinuosités du réticule de tissu connectif et qu'ils se ramifient plus ou moins. Sans nous arrêter plus longtemps à cette structure, qu'on pourrait identifier à celle d'une éponge dont les lacunes seraient exactement remplies par les groupes de sphérocystes, nous ferons observer que de Bary a démontré que le canal central qui traverse ces derniers n'est pas un méat intercellulaire, comme l'admettait Hoffmann, mais un hyphé dont on reconnaît les parois sur des coupes suffisamment fines. D'après mes observations, ce hyphé axile, qui est soudé aux parois des sphérocystes sur presque tout son parcours dans les groupes de ces cellules, dérive sous forme de branche latérale d'un hyphé ordinaire du tissu connectif qu'il va rejoindre à sa sortie du groupe des sphérocystes. Ce hyphé a fréquemment

(1) Voy. Schacht, *Grundriss der Anatomie und Physiologie der Gewächse*, Berlin, 1859, fig. 25.

(2) De Bary, *Pilze*, fig. 136.

les caractères des hyphés oléifères, même quelquefois des vaisseaux oléifères, car il peut se continuer avec d'autres du tissu connectif, également remplis de matières oléagineuses.

Corda (1) paraît avoir remarqué en premier lieu les vaisseaux oléifères chez les *Russula*, et a reconnu leurs rapports avec les cystides; c'est à tort que Bonorden a combattu ensuite ces observations. Plus tard, en 1864, Boudier, qui ignorait les travaux de ses prédécesseurs sur ce point, les décrivit à nouveau d'une manière plus exacte encore. Il les tenait pour des vaisseaux laticifères à cause de leur contenu granuleux, et les figura à la planche II, figure 4, de son excellent travail qui fut couronné par le prix Orfila (2).

En principe, les vaisseaux oléifères ne semblent différer des vaisseaux laticifères que parce qu'ils dérivent du tissu connectif, tandis que nous allons voir que les laticifères typiques dérivent du tissu fondamental, c'est-à-dire des sphérocystes, chez les *Lactarius*.

Vaisseaux laticifères. — Ceux des Lactaires sont assez connus grâce aux travaux de Corda, de Boudier et surtout à ceux de Bonorden et de Hoffmann. Les laticifères des *Mycenæ lactipedes* n'ont point encore été étudiés d'une manière particulière. D'après les observations de ces auteurs, comme aussi d'après les miennes propres sur beaucoup de Lactaires (spécialement le *L. mitissimus*) et sur les *Mycena galopoda* et *cruenta*, les vaisseaux laticifères sont constitués par de fort gros hyphés (jusqu'à 10-12 μ d'épaisseur) à parois minces et élastiques, qui sont remplis d'un contenu opaque laiteux coloré. Je n'ai jamais pu y découvrir de cloisons chez les *Lactarius*, quoique j'aie passé souvent des heures à les rechercher à l'aide de colorants tels que l'éosine fixée par l'acide acétique dilué, qui colore très fortement les laticifères et permet de les suivre facilement. De Bary et Patouillard disent cependant en avoir

(1) *Icones*, vol. IV, tab. X.

(2) Boudier, *Les Champignons au point de vue économique, chimique et toxicologique*, traduction allemande par Husemann, Berlin, 1867, p. 85.

aperçu; je n'en ai vu que chez le *Mycena galopoda*, mais ces cloisons étaient pour la plupart en voie de résorption. D'après cela, elles doivent être recherchées chez les jeunes individus, chose à laquelle j'avoue n'avoir pas réfléchi plus tôt.

Les laticifères sont encore caractérisés par le fait, relevé par de Bary, qu'ils ne s'anastomosent jamais de manière à former un réseau à mailles fines et qu'ils ne pénètrent non plus jamais dans les groupes de sphérocystes. Ce n'est que dans des cas exceptionnels qu'on les voit traverser ceux-ci en biais et seulement vers la périphérie du Champignon.

On s'est peu occupé jusqu'ici de la genèse et de la terminaison périphérique des vaisseaux laticifères.

Quant à leur terminaison inférieure, il n'existe à ma connaissance qu'une donnée de de Bary, qui se limite à dire qu'on voit quelquefois les extrémités des vaisseaux lacticifères et qu'elles sont pointues. J'ai étudié spécialement cette question sur les *Lactarius mitissimus*, *chloroides* et *umbrinus*. Les tout jeunes primordiums (2 millimètres) du *Lactarius chloroides* sont dépourvus de vaisseaux laticifères et de sphérocystes (1). Vu le peu de matériel dont je disposais, je n'ai malheureusement pas pu me rendre compte de l'origine des laticifères. Dans un stade de 3 millimètres du *Lactarius umbrinus*, par contre, j'ai pu me convaincre qu'ils dérivaient de plusieurs parties du thalle.

J'ai employé alors le tissu lâche qui tapisse la cavité du stipe de jeunes exemplaires du *L. mitissimus*. Les coupes étaient dissociées sous le simplex à l'aide de fines aiguilles, et colorées à l'éosine et à l'acide acétique par exemple.

Je vis alors que certains laticifères étaient encore terminés par les hyphés filiformes du tissu connectif, exactement comme les sphérocystes. De plus il n'est pas rare de trouver de ces dernières plus ou moins allongées et remplies de proto-

(1) Les laticifères manquent presque totalement chez cette espèce, même à l'état adulte. Ce caractère et sa trame vésiculeuse la rapprochent des Russules et la distinguent nettement du *L. piperatus*, et probablement aussi du *L. viridis*.

plasme granuleux, coloré; d'autres enfin ont simplement la forme de cylindres plus ou moins gros, du calibre des laticifères, mais leur contenu est hyalin. Cette observation indique clairement, à ce qu'il me semble, que les vaisseaux laticifères ne sont autre chose que des sphérocystes qui ont été dérivés à d'autres fonctions. Il me paraît probable que les laticifères ne finissent pas en pointe librement dans l'intérieur des tissus et que ceux que l'on remarque ainsi ont été séparés du hyphé connectif qui les terminait. Il est très remarquable que les vaisseaux laticifères ne parcourent le Champignon qu'à l'intérieur du réseau de tissu connectif et que les éléments de ce dernier se rompent souvent, plutôt que de se désouder de la surface des laticifères, lorsqu'on dissocie les tissus.

Cette nouvelle observation nous fait envisager les laticifères comme étant des sphérocystes qui ont conservé pour ainsi dire la nature des hyphés connectifs tout en acquérant quelques-unes des sphérocystes. En d'autres termes, les laticifères sont aux hyphés connectifs et aux sphérocystes ce que sont les cystides aux paraphyses et aux basidies.

On comprend dès lors que les laticifères ne pénètrent pas dans les groupes de sphérocystes, et qu'ils se terminent quelquefois renflés comme des cystides entre les éléments de l'hyménium, chose qui a déjà été aperçue par Corda et par Boudier. Il en est de même des vaisseaux oléifères qui, comme l'a fait remarquer Patouillard pour le *Pluteus*, ont souvent des connexités avec les cystides.

Le contenu des vaisseaux laticifères a été étudié surtout par Boudier et par de Bary.

Boudier (1) dit que le latex est une émulsion d'une résine dans un liquide qui contient des albuminoïdes, parce que le mouvement brownien, que montrent les petits globules du latex, cesse dès qu'on y ajoute une goutte d'alcool; ceci cadre bien avec la remarque que fit de Bary en premier lieu, que le latex se coagule dans l'eau bouillante. On ne peut pas encore

(1) Boudier, *loc. cit.*, p. 78 et 79.

déduire cependant avec certitude la présence des substances albuminoïdes de ces observations, ni de l'analyse que fit Boudier du latex des *Lactarius controversus* et *plumbeus*, attendu qu'il va de soi qu'en récoltant le latex des blessures on recueille aussi le contenu des autres éléments lésionnés du thalle.

Cet auteur fit la jolie découverte que c'est la substance résineuse qui donne la saveur au latex, et que cette dernière est d'autant plus forte que la substance résineuse est plus finement émulsionnée, ce qui, à priori, semble très naturel. De plus Boudier trouve que la substance résineuse du latex est généralement extractible par l'alcool, ce que je puis confirmer, et j'ajouterai par l'éther et le chloroforme. Elle peut même être obtenue quelquefois en paillettes cristallines, en traitant l'extrait alcoolique par de l'eau, comme l'indique Boudier qui découvrit cette méthode. Il isola ainsi une substance cristalline d'un jaune d'ambre, du latex du *Lactarius controversus*, et une autre, amorphe, d'un brun verdâtre, de celui du *L. plumbeus*.

On ne connaît cependant encore presque pas ces substances qui doivent avoir une constitution chimique très différente, au moins à en juger par le goût très différent qu'a le latex chez les différentes espèces, comme aussi aux diverses couleurs que présente ce dernier, et qui changent, comme l'on sait, fréquemment au contact de l'air. On peut s'attendre, avec Heese, que le latex soit, au moins dans plusieurs cas, un mélange d'un nombre assez considérable de substances.

Quant à la signification physiologique des laticifères, comme aussi à celle des sphérocystes et du tissu connectif, les travaux d'Errera sont les seuls qui aient jeté un peu de lumière sur ce thème obscur.

Voici comment il s'exprime à la page 30 de son beau travail sur le glycogène chez les Basidiomycètes (1), après avoir comparé la structure des Champignons qui nous occupent avec

(1) Bruxelles, 1885, p. 30 et 31.

celle des Cactées : « Le pseudo-parenchyme des Russules et des Lactaires devrait alors être considéré comme le lieu de dépôt et de migration des matériaux hydrocarbonés assimilés, tandis que les cordons filamenteux représenteraient les éléments de soutien du tissu et les routes de transport pour l'eau et les matières protéiques qui se rendent vers les organes en voie de développement. Ce n'est là qu'une hypothèse que des études ultérieures auront à vérifier, mais au moins me paraît-elle probable, et elle rend bien compte des observations que je vais rapporter.

« Aussi bien chez les individus jeunes que chez les individus développés, on rencontre en général de très grandes quantités de glycogène dans le pseudo-parenchyme (sphérocystes) et peu dans les filaments...

« Mais parfois, dans des conditions que je n'ai pas pu encore déterminer avec exactitude, on trouve une forte proportion de glycogène dans les filaments. Ce glycogène paraît alors y persister même vers la fin de la végétation, lorsque les îlots de pseudo-parenchyme ont complètement dépensé le leur et ne renferment plus qu'un liquide aqueux. »

A mon avis, ces observations paraissent indiquer que les sphérocystes sont le siège de la fabrication du glycogène et que les hyphés connectifs sont en effet les voies de transport, d'abord des matériaux nécessaires à la fabrication du glycogène, et ensuite, lorsque ce dernier est formé, de cette substance qui se porte par leur moyen vers l'hyménium.

D'après Errera, les vaisseaux laticifères ne contiennent pas de glycogène, pas plus les éléments (connectifs) de la trame de *Lactarius* (toujours ?).

Le manque de matières amylacées dans les laticifères du *Lactarius* semble être la seule chose qui empêche de faire un parallèle complet entre eux et les laticifères des Phanérogames. Il n'en reste pas moins remarquable que le mode de formation et de croissance des laticifères monocellulaires des plantes supérieures soit précisément celui des laticifères des Lactaires, tandis que les vaisseaux oléifères ont un mode

de formation par résorption des cloisons, précisément comme les laticifères des Papavéracées (1).

SÉRIE B

Ces séries sont caractérisées surtout par la consistance coriace de leurs formes inférieures. Elle comprennent le reste des Leucosporés et un certain nombre de Chromosporés. La spore n'a qu'une membrane chez la plupart des espèces, mais acquiert un endospore dans la série des Lépiotés. Ce dernier devient résistant et se colore en brun noir chez les Psalliotés, qui doivent être considérés comme dérivant des Lépiotés. — Développement gymnocarpe-angiocarpe, peut-être même endocarpe.

TRIBU V. **Xérotés.**

Thalle gymnocarpe, *homomorphe*, coriace, à hyphés pourvus de parois relativement épaisses. Cuticule nulle (?). Trame de même structure que la chair piléique. Lamelles en forme de rides ou de plis épais, à *tranche obtuse*, souvent même canaliculée. Spores fabacées-globuleuses. Espèces lignicoles.

Genres : Arrhenia?, Trogia ,Xerotus.

Ne connaissant que le *Trogia crispa*, je ne sais jusqu'à quel point ce rapprochement correspond à la vérité, mais cela me paraît être assez probable si l'on considère les groupes voisins.

Trogia. — Piléus membraneux ou peu épais, sessile ou à peine pédiculé. Hyménium ridé-plissé, à cellules claviformes fines, comme agglutinées entre elles.

Subhyménium à peine distinct. Basidies à quatre stérigmates droits. Spore fabacée à deux gouttelettes, polaires. Cystides nuls.

Espèces principales : T. crispa Fr., répandue en Europe et dans l'Amérique du Nord. Quant aux six autres espèces

(1) Voy. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 648-653, ou de Bary, *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*, Leipzig, 1877, chap. VI, p. 191.

connues, elles habitent toutes l'Inde, sauf une les États-Unis.

Xerotus Fr. — *Receptaculum suberosum aridum. Hymenophorum cum stipite contiguum, in tramam, pileo coriaceo similarem, descendens. Lamellæ coriaceæ late, pliciformes, dichotomæ, acie integerrima obtusa. Fungi ridigi persistentes, cum Cantharelli analogi sed tota structura diversa* (1).

On ne connaît exactement aucune des formes de ce genre (vingt-neuf espèces), qui habitent surtout les régions tropicales et l'hémisphère sud.

Deux espèces seulement, le *X. degener* et le *X. romanus*, habitent l'Europe.

Tribu VI. **Panoïdés.**

Thalle gymnocarpe, homomorphe, à hyphés très épaissis, mais mous, non rigides, à piléus sessile ou latéralement pédonculé. Cuticule dense, persistante.

Lamelles généralement assez étroites, épaisses, quelquefois réticulées. Trame régulière, mince. Subhyménium irrégulièrement rameux, très dense.

Cellules hyméniales de même longueur, claviformes, minces et petites, formant un hyménium très dense, à cause de leur agglutination réciproque. Basidies à quatre stérigmates fins et dressés. Spores subcylindriques, à dépression hilaire peu marquée. Agaricinés lignicoles.

Genres : Panus, Schizophyllum.

Schizophyllum. — Gymnocarpe du type 1. Piléus sessile ou rarement pédonculé fort mince. Lamelles se fendant sur leur tranche.

Espèces : S. commune et probablement tous les *Schizophyllum* décrits.

On a beaucoup discuté à propos des lamelles des Schizophylles. J'ai réhabilité, il y a cinq ans (2), l'opinion de Fries qui avait été contredite et remplacée par celle de Hoffmann

(1) E. Fries, *Symbolæ mycologicæ*, 1851, p.
(2) *Bot. Zeitg*, 1884, p. 255.

que les auteurs (Winter (1), Heese (2), etc.) avaient adoptée.

J'ai montré alors que les jeunes lamelles des Schizophylles sont entières, et qu'elles se fendent sur leur tranche, uniquement à cause de leur subhyménium, qui, étant fort dense et très hygroscopique, se courbe par l'humidité nécessairement du côté où il trouve une moindre résistance, soit celle de la trame (vu l'agglutination des éléments hyméniaux), ce qui a naturellement pour conséquence de partager la trame en deux. On conçoit que, si cette dernière était emmêlée, cela ne pourrait avoir lieu. Déjà alors j'avais appuyé cette manière de voir par l'expérience et trouvé que, si on laisse de tout jeunes Schizophylles se développer dans l'eau, les lamelles ne sont pas du tout fendues ou à peine canaliculées sur la tranche, évidemment parce que l'hyménium n'oppose plus de résistance au subhyménium.

Cette particularité paraît être le seul caractère anatomique qui distingue les *Schizophyllum* des *Panus* à l'âge adulte. La dispersion de ces deux petits genres est aussi identique.

Le S. commun est cité à juste titre comme espèce cosmopolite : on le trouve dans toute l'Europe jusqu'au 64e degré de latitude nord, il est vrai pas dans toutes les localités (3). Il est commun aux États-Unis (Schweinitz), et on le retrouve à Mirador (Mexique), au Brésil (Pernambuc et Rio-de-Janeiro) (Lév.) à côté du *S. umbrinum* B., à la Nouvelle-Zélande (Buchmann), comme aussi au Cap (Mac Ovan) et en Australie à côté du *S. multifidum*. En Chine on trouve, d'après Debeaux (4), une forme très semblable, le *S. palmatum* De-

(1) Winter, *Die Pilze Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*, Leipzig, 1884, Bd. I, 5, 493.

(2) *Loc. cit.*, p. 6.

(3) Karsten (*Hymen. fennici enumerati : Acta pro fauna et flora fennica*, t. II, n° 1, p. 14) le cite comme étant rare en Finlande, ce qui est d'autant plus remarquable que, d'après Borscow, il est commun à Saint-Pétersbourg (voy. *Beitrag zur Pilzflora des Provinz Cernikow*, in *Bull. Acad. impér. des sc. de Saint-Pétersbourg*, t. XVII). Comme Bonorden, je l'ai cherché en vain à Stuttgart et dans les environs.

(4) *Revue mycologique*, 1881, fasc. 4, p. 152.

beaux. Cette espèce (omise dans le *Sylloge* de Saccardo) semble ne différer du S. commun que par les stries concentriques plus marquées du piléus.

Panus. — Gymnocarpe du type 2. Piléus sessile, latéral ou excentrique. Lamelles à tranche entière, décurrentes lorsque le stipe est développé.

Ne connaissant que les *Panus stipticus* Bull., *conchatus* Bull. et *P. torulosus* (ce dernier même incomplètement), je ne puis pas me prononcer sur un genre dont on compte soixante-dix-huit espèces, la plupart exotiques.

Il me paraît probable cependant que les *Panus* forment le passage naturel des *Trogia* et peut-être même des *Xerotus* (1) aux *Lentinus*, ou au moins à certains types de ce genre immense et probablement artificiel.

Certaines formes, comme par exemple le *Panus schizophylloïdes* Kotsch. des îles Sandwich, relient les *Panus* aux *Schizophyllum*.

Je remarquerai enfin que le *Merulius tremellosus* a des hyphés et des spores extrêmement semblables à ceux des *Panus* que j'ai étudiés, et que les lamelles du *Panus stypticus* sont fréquemment réticulées à leur base.

Tribu VII. **Lenzitinés.**

Gymnocarpe du premier type. Carpophore homomorphe, sessile, coriace subéreux, à hyphés irréguliers très épaissis, rigides. Bord piléique droit. Tissu connectif souvent développé d'une manière particulière. Trame emmêlée, rarement régulière (*Lenzites sepiaria*). Cuticule et subhyménium nuls. Cellules hyméniales petites ne formant pas toujours une couche continue et n'apparaissant souvent qu'à l'époque de la fructification (comme chez beaucoup de Polyporés). Spore petite, subcylindrique, souvent à dépression hilaire peu accentuée.

(1) D'après Berkeley, son *Panus coriaceus* de l'Inde se rapprocherait des *Xerotus*.

Genres : Lenzites et peut-être aussi les petits genres *Tilotus* (une espèce de Natal) et *Hymenogramme* (trois espèces de Java) (1).

Note histologique. — Les Lenzites sont très caractérisés par la forme de leur tissu connectif. Comme nous l'avons dit, les hyphés de ces Champignons sont fort longs, et pourvus d'une membrane épaissie, souvent jusqu'à obturation complète de leur lumière. Ils produisent adventivement de fines petites branches en forme de vrilles rameuses, souvent aussi entièrement obturées par l'épaississement de leurs parois. Ces sortes de vrilles s'accrochent ou s'appliquent aux hyphés voisins par leurs extrémités qui, le plus souvent, finissent par s'y souder fortement.

Cette particularité est souvent évidente chez le *L. betulina* et le *L. albida*. Ces hyphés connectifs sont réduits chez le *L. tricolor* Bull., et davantage encore chez le *L. sepiaria* Wulf. Enfin le *L. abietina* m'a paru en être dépourvu. On les retrouve également très réduits chez le *Panus stypticus* où ils n'ont probablement plus aucune fonction. Karsten a divisé les Lenzites en deux sections : la première, contenant les espèces blanches; la seconde, les espèces colorées.

Il me paraît plus rationnel de les caractériser comme suit :

Eulenzites (Karst.) nob. : trame emmêlée, surtout à cause du tissu connectif, développé (en forme de vrille). Ici : *L. betulina* Fr., *albida* Fr., *tricolor* Bull., *sepiaria* Wulf, et une nouvelle espèce japonaise de la collection Döderlein.

Glœophyllum (Karst.) nob. : trame régulière. Tissu connectif nul. Ici : *L. abietina* Fr., *L. cinnamomea.*

Tous les auteurs sont d'accord pour considérer les Lenzites comme plus voisins des Polyporés que des vrais Agaricinés, et en effet leur structure est fort semblable à celle de beaucoup de Polypores.

Il est aussi probable qu'on constatera chez ces derniers le tissu connectif des Eulenzites; cependant je ne l'ai pas

(1) *Ann. sc. nat.*; 1841, p. 309. — *Laschia.* Junghuhn.

trouvé chez les *Polyporus velutinus*, *igniarius* et *lucidus*, ainsi que chez le *Dædalea quercina*, où je l'ai recherché spécialement. Les Lenzites (soixante-dix espèces) sont répandus un peu partout dans les pays chauds et tempérés, sauf cependant dans l'Amérique méridionale tempérée, où ils paraissent manquer tout à fait.

Seuls, les *L. septentrionalis* Karst. et *sepiaria* s'avancent jusqu'en Laponie. Cette dernière espèce se retrouve dans les États-Unis et en Sibérie.

Tribu VIII. **Lentinés.**

Ne connaissant que quelques espèces de ce groupe très considérable (deux cent dix espèces), je ne me risque pas à établir une diagnose, et ce qui suit ne s'applique pour le moment qu'aux *Lentinus tigrinus* Bull. *Dunali* DC., *gallicus* Quel., *L. cochleatus* Pers., *forma dentatus* Secret., et *L. adhæsus* Britzelm ?

Gymnocarpe-subangiocarpe. Lamelles et piléus ne se formant que très tard. Cuticule nulle, dense, pileuse ou subvisqueuse. Tissu très homomorphe, rarement plus ou moins différencié (*L. tigrinus*), à éléments très épaissis (d'où la consistance coriace de ces Champignons). *Trame emmêlée* de même texture que la chair piléique. Subhyménium nul. Hyménium dense, à cellules claviformes-subcylindriques petites. Basidies à peine plus grosses que les paraphyses, à quatre stérigmates effilés et droits. Spores obovales, allongées, à profil subelliptique, aplaties sur le dos et légèrement déprimées vers le hile (*depressio hilaris*). Cystides nuls. Poils hyméniaux fréquents. Espèces pour la plupart lignicoles.

Comme le *L. tigrinus*, qui appartient aux *Lepidei* de Fries, a un voile, des lamelles à tranche denticulée et une écorce pédiculaire bien prononcée (formée d'éléments plus gros, dont les cloisons sont munies de pores), et qu'il a d'autre part une trame et des spores identiques à celles du *L. gallicus* et même que le *L. adhæsus* (?) (*Pulverulenti*) qui est typique-

ment gymnocarpe et dont les lamelles sont très entières, il est à prévoir qu'un grand nombre de *Lentinus* Fr. se rangeront sous cette diagnose.

Le *Lentinus cochleatus* s'éloigne des autres espèces citées ci–dessus par sa trame régulière, ses paraphyses rebondies plus courtes que les basidies, et ses spores sphériques granuloso-anguleuses comme celles de plusieurs Hydnés. Il doit constituer par conséquent un genre à part que je nommerai **Lentinellus** et qui devra être relégué peut-être parmi les Pleurotes.

Espérons que les nombreuses espèces de *Lentinus* ensevelies dans les herbiers seront bientôt étudiées à nouveau en tenant compte des points de vue que j'ai soulevés dans ce travail.

Il serait particulièrement intéressant d'étudier le développement et l'organisation des *Lentinus* qui sont pourvus de voile, car non seulement il se pourrait qu'on découvrît quelque parenté entre elles et certaines formes de *Lepiota* (telles par exemple que le *L. sistrata* Fr. dont les spores sont hétérogènes dans ce dernier genre), mais encore parce qu'il serait fort curieux de mieux observer le fait que nous offre le *Lentinus tigrinus :* un thalle très peu différencié, dans lequel on retrouve de certaines particularités caractéristiques pour les formes inférieures (manque de subhyménium, trame emmêlée) et un développement semi-angiocarpe.

Cela démontrerait, une fois de plus, que le mode de développement ne peut être pris en considération pour le groupement secondaire des formes que dans des groupes de celles-ci, composés d'après des caractères anatomiques et histologiques. La tranche denticulée des lamelles des *Lentinus*, qu'on remarque chez bien des espèces, est un caractère d'une valeur très secondaire, car il ne s'agit pas, au moins chez le *Lentinus tigrinus*, d'une formation particulière, mais d'un déchirement de la tranche qui ne s'accroît pas avec une rapidité proportionnelle à l'expansion hyponastique du piléus.

Le genre *Lentinus* a beaucoup d'affinités avec les *Xerotus*, dont il ne paraît différer que par la tranche aiguë des lamelles

et la consistance moins ferme de ses tissus. Chez tous deux, en effet, la trame est de même nature que la chair piléique.

Il me paraît probable que le petit genre *Heliomyces* (1) Lév. (dix espèces des tropiques) se trouvera être au *Panus* ce que le *Lentinus* est au *Xerotus* (voy. p. 343).

Les *Lentinus* sont répandus dans les régions tropicales du globe. Déjà, en 1851, Fries disait des *Lentinus* : « *genus vastissimum in regionibus calidioribus* », et depuis lors le nombre des espèces tropicales n'a cessé de s'accroître.

Tribu IX. **Pleurotés.**

Diffère de la précédente par la cuticule primordiale persistante, généralement bien développée, au moins sur le piléus, la *trame régulière*, le subhyménium généralement distinct, et le thalle plus ou moins hétéromorphe à hyphés connectifs, il est vrai souvent seulement esquissés.

Genre : Pleurotus Fr.

C'est aussi une série très considérable de formes, présentant des structures très diverses quant aux détails. Il devient, par conséquent, nécessaire de grouper un peu ces dernières, et d'alléger le genre Friesien en séparant ce qui peut en être séparé.

Je vais donc, à titre d'essai, élever au rang de genres les groupes de Pleurotes que j'ai reconnus jusqu'ici.

Pleurotus nob. — Stipe excentrique, latéral ou nul, à texture régulière ou irrégulière. Chair piléique fréquemment spongieuse, cuticule régulière ou visqueuse. Lamelles décurrentes, subhyménium peu développé, mais distinct, à éléments plus fins que ceux de la trame. Spores elliptiques cylindracées, à gouttelettes polaires et à dépression hilaire peu accentuée. Espèces lignicoles et géophiles.

Les espèces que je connais de ce genre se rangent dans les deux sous-genres suivants :

(1) *Ann. sc. nat.*, sér. III, t. II, 1844, p. 177.

α. *Dendrosarx.* — Cuticule dense, régulière, souvent un peu gélifiée en temps humide. Trame à éléments assez irréguliers. Cystides nuls.

Ici : le *P. ostreatus* Jacq., *salignus* Pers. (1), *placentodes* B. (?) (collect. Döderlein), *ulmarius* Bull., *pulmonarius* Fr. (?) et probablement le *P. Aquifolii* Pers. (s'il existe).

β. *Acanthocystis.* — Cuticule visqueuse épaisse à *épicutis* et *hypoderme* assez distincts. Trame très régulière. Cystides bien formés, cuspidés à parois épaissies (pl. VI, fig. 75) (2).

Ici : le *P. geogenius* DC., *P. unguicularis* (cystides rares) et probablement *P. petaloides* Bull., et le Champignon que Krombholz représente (tab. 2, fig. 16) et qu'il dit être le *P. ostreatus*, auquel je n'ai jamais trouvé de cystides ; cependant Patouillard (*loc. cit.*, p. 16) parle aussi des cystides du *P. ostreatus*. N'y aurait-il pas là quelque confusion de formes?

Omphalotus gen. nov. — Stipe excentrique-sublatéral, plus ou moins cortiqué. Cuticule dense, fibreuse, régulière. Chair piléique subspongieuse et assez coriace. Subhyménium distinct. Trame peu régulière. Spore obovoïde mucronée par le hile.

Espèces principales : le *Pleurotus olearius* DC. et peut-être le *P. Eryngii* Pers.

Urospora gen. nov. — Piléus sessile ou substipité, démidié ou actinomorphe, homomorphe, à éléments filiformes épaissis, flexibles, assez fins. Cuticule dense ou visqueuse. Lamelles colorées (toujours?). Trame régulière, assez dense. Spore cylindrique, plus ou moins courbée en forme de virgule (pl. VI, *i*). Cystides nuls.

Subgen. 1. *Myxoderma.* — Cuticule visqueuse typique.

α. Subhyménium à peine développé lâche.

Ici : *Pleurotus striatulus* Fr.

β. Subhyménium à peine développé.

(1) Je tiens comme appartenant à cette espèce une forme énorme (30 centimètres de large et de long), cæspiteuse, que j'ai recueillie sur les saules d'Illkirch près de Strasbourg.

(2) Voy. aussi de Seynes, *Flore mycol. de Montp.*, tab. IV, fig. 9.

Ici : *Pl. mitis* Fr.

Subgen. 2. *Gymnotellus*. — Cuticule dense peu distincte, le reste comme sub 1 β.

Ici : *P. reniformis* Fr. et probablement le *P. nivosus* Q. (1), et le *P. Severini* Comes (2).

Calathinus Q. — Comme *Urospora* β, mais spores sphériques échinulées-anguleuses. Cystides rares.

Espèces : P. applicatus Batsch et, d'après Patouillard aussi, *P. rivulorum* et *P. limpidus*. Quant au *P. striatulus*, indiqué sous ce genre par cet auteur, c'est un *Urospora*, comme aussi probablement le *P. limpidus* qui, d'après le *Sylloge* de Saccardo, a des spores subcylindriques.

Pleurotellus gen. nov. — Thalle sessile ou subsessile (à hyphés relativement gros, irréguliers), homomorphe sauf la cuticule qui est composée de hyphés (poils) rameux plus fins, un peu gélifiés en temps humide. Lamelles blanches ou blanchâtres. Trame subirrégulière à cause de ses éléments irréguliers. Subhyménium nul, basidies 4-2 sporiques. Spores lacrymées allongées.

Espèces épiphytes, voire même parasites.

Espèces principales : Pleurotus hypnophilus B. (1), et très probablement les *P. chioneus* Pers., *P. Craterellus* Dur. et Lév., *P. perpusillus*, *P. subapplicatus* Karst., *P. Hobsoni* B., etc.

Il est probable qu'une étude approfondie et plus étendue des Pleurotes de Fries fera surgir encore un bon nombre de groupes et modifiera quelque peu le canevas indiqué ci-dessus ; car déjà chez les *Pleurotus* européens on rencontre des formes telles, par exemple, que les *P. fimbriatus*, *P. Ruthæ* B., *P. Albertinii* F., qui paraissent être fort différentes de celles que j'ai nommées jusqu'ici. Cette dernière espèce au moins, a un voile et des spores subelliptiques à parois fort épaisses

(1) Quelet, *Champignons nouveaux du Jura et des Vosges* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1877, p. 320, fig. 5).

(2) Comes, *Funghi del Napolitano*, Napoli, 1873.

(3) Je ne suis pas sûr que mon Champignon, que j'ai trouvé parasitant sur le *Poa nemoralis* en lieu humide (Piémont), appartienne à cette espèce.

(endospore?). Je regrette de ne la connaître qu'imparfaitement.

Les Pleurotes de Fries sont répandus abondamment dans toutes les zones tempérées du globe, mais surtout dans la zone torride. On en compte deux cent quinze espèces.

Tribu X. **Marasmiés.**

Ce groupe se distingue du précédent par son pédicule qui est central (sauf dans la petite section des *Apus* Fr., dont les espèces pourraient bien n'être pas des *Marasmius*), et ses lamelles non arquées. La spore est obovoïde avec dépression hilaire, lacrymée ou même sphérique.

Genres : Marasmius Fr., *Collybia* Fr., *Oudemansiella* Spegaz., *Stylobates* Fr.?, *Heliomyces.*

Marasmius Fr. — Ce genre, le plus grand parmi les Agarics (trois cent vingt espèces), présente une foule de types. Ces derniers possèdent, il est vrai, des caractères homonymes, mais qui ont un cachet spécifique particulier. C'est pour cette raison qu'un groupement des espèces à cuticule celluleuse monostrate ne serait pas naturel. Je n'ai qu'à nommer ici les *Marasmius scorodonius*, *saccharinus*, *cohærens* (un *Mycena* Fr.), *Rotula*, pour illustrer ce que je viens de dire aux yeux des connaisseurs.

D'autre part, des espèces qui, par tous leurs autres caractères, paraissent fort voisines, peuvent avoir une écorce du stipe bâtie tout différemment : ainsi, par exemple, le *Marasmius urens* a un stipe cortiqué d'éléments subsclérotiques et vêtu d'une cuticule à mèches de poils hérissés, tandis que le *M. peronatus* Boll. a simplement une cuticule dense et velue, mais pas d'écorce (couche sous-jacente lorsqu'elle a une structure particulière).

Le développement de la cuticule piléique ou du subhyménium ne suit pas toujours celle du stipe : les *M. urens*, *peronatus*, *perforans*, etc., ont un piléus nu et une cuticule, même quelquefois une écorce au stipe, tandis que le contraire se

remarque chez le *M. saccharinus* : la cuticule piléique est celluleuse monostrate, bien développée, tandis que le stipe est nu. Le *M. Rotula*, enfin, qui a une mince cuticule piléique, a une écorce monostrate sclérotique fibreuse sur le stipe.

Ceci démontre, avant tout, que l'on manque de données sur le développement de presque toutes les espèces. J'ai fait, il est vrai, un certain nombre d'observations à ce sujet, mais elles ne me permettent pas encore d'essayer une classification des *Marasmius*. Je ne puis pas admettre le genre *Androsaceus* tel que l'a établi Patouillard.

Collybia Fr. — Il me paraît actuellement impossible de délimiter ce genre franchement des *Marasmius*, si l'on devait le maintenir indivis. Il comprend des types bien caractérisés et quelquefois bien plus différents entre eux que des *Marasmius*.

On peut dire, il est vrai, que les *Collybia* ont une consistance plutôt charnue que coriace, que le bord piléique est ordinairement enroulé dans la jeunesse chez les *Collybia* et appliqué au stipe chez les *Marasmius*; mais ces caractères, s'ils sont vrais d'une manière générale, ne peuvent servir dans bien des cas à distinguer un *Collybia* d'un *Marasmius*, attendu qu'il me paraît exister autant d'exceptions que de cas conformes à la règle. Ainsi on avouera qu'il faut une grande dose de bonne volonté pour apercevoir (même sous le microscope) un bord courbé chez les *Collybia tuberosa*, *cirrhata*, *tenacella*, *confluens*, *acervata*, *fusipes*, *dryophila*, et beaucoup d'autres à piléus dépourvu de cuticule celluleuse. Au contraire, précisément ces dernières espèces ont une structure identique à celle des *M. urens* et *peronatus*, et au moins le *Collybia tenacella* a la tranche des lamelles typiquement appliquée au stipe dans la première jeunesse.

Le nombre des différents types de *Collybia* paraît être également assez considérable; il devient donc indispensable de grouper les espèces de *Collybia* et de *Marasmius* en nouveaux genres; mais ce travail, s'il doit être sérieux, doit tenir compte, non seulement du développement des formes (au moins des principaux types), mais aussi de tous les détails de leur struc-

ture, car souvent des caractères insignifiants au premier abord acquièrent de l'importance quand ils se trouvent constamment joints à d'autres.

Or, actuellement, un tel groupement est impossible, car on connaît aussi peu le développement des formes en question que leur structure.

Presque chaque espèce, pour autant que je les connais, a une structure particulière et est bien caractérisée par elle : ainsi les *Collybia* supérieurs (*C. radicata*, *C. longipes*, etc.), qui sont sveltes, ont de grosses spores subsphériques et une cuticule celluleuse hyméniforme, bistrate ou monostrate, d'un caractère particulier suivant les espèces, et munie de dermatocystides caractéristiques; d'autres espèces, telles que le *C. arcuata*, et une forme de la Ligurie restée indéterminée, ont un thalle subhomomorphe à hyphés très fins, mais des basidies émergentes, des spores exactement sphériques, point de cystides et une cuticule dense.

D'après ces exemples et une foule d'autres, que je ne citerai pas, on doit conclure que le *Marasmius* et le *Collybia* sont composés d'une foule de séries de formes qui se trouveront probablement dériver en majeure partie des Pleurotés et des Lentinés.

Je ne puis pas admettre de parenté quelconque entre les *Collybia* et les *Mycena*. Les formes de ce dernier genre qui rappellent les *Collybia* ou les *Marasmius*, se trouveront sûrement appartenir à ces genres. Tel est, par exemple, le *Mycena cohærens* Fr., qui a la structure d'un *Marasmius* typique : ce Champignon se rapproche par la structure de son stipe du *M. scorodonius* et a, comme ce dernier (dans la jeunesse), une cuticule celluleuse monostrate; mais, comme différence, des dermatocystides bruns et épaissis. tout à fait comme ses cystides, et comme le *Marasmius Buxi*.

On a donc tout à attendre d'une étude approfondie de ces deux genres Friesiens.

Les *Marasmius* et les *Collybia* sont très répandus, surtout dans les tropiques.

Oudemansiella Spegazz. — Ce nouveau genre, remar-

quable, qui ne compte jusqu'ici qu'une seule espèce (*O. platensis* Spegazz.) de la République Argentine, a été doté, suivant l'habitude de son auteur, d'une diagnose remarquablement bonne.

A en juger d'après cette dernière, *Oudemansiella* est un Agariciné très extraordinaire à stipe central. Ses spores (qui comptent parmi les plus volumineuses chez les Agarics), sa consistance dense et ses cystides très développés, font songer aux *Collybia*; mais les lamelles, qui chez l'*Oudemansiella* se fendent sur leur tranche comme chez le *Schizophyllum* (!), semblent indiquer ou que les lamelles ont la même structure que dans ce dernier genre, ou que la trame est bilatérale, ce qui paraît plus probable vu la grandeur des éléments hyméniaux. Ce dernier caractère, comme aussi l'hyménium céracé, rapprocherait ce genre des Hygrophores, mais d'autres part sa consistance fait plutôt penser aux *Collybia arcuata* et voisins, qui ont aussi les spores sphériques, qui sont fermes et qui ont un subhyménium très développé.

On ne peut que souhaiter d'être bientôt aussi bien renseigné sur la structure des autres parties du thalle de cette espèce que sur celle de son hyménium et que sur sa conformation extérieure.

Heliomyces Lév. — Ce genre diffère des *Marasmius*, surtout, paraît-il, par la consistance trémelloïde-tenace de ses formes, dont le stipe est subligneux.

Dix espèces ; sauf une, toutes tropicales.

Il me paraît par conséquent probable qu'il se rapproche des *Panus* et des *Xerotus*.

Stylobates Fr. — Les affinités de ce petit genre sont très obscures. On en connaît deux espèces, et encore très imparfaitement : ce sont le *S. paradoxus* de la Guinée et le *S. morchelliformis* du Chili.

Ces Champignons sont caractérisés surtout par la consistance trémelloïde de leurs lamelles, dont l'hyménium est crispé et se continue sur le piléus (!). Il s'agit probablement simplement d'une cuticule celluleuse hyméniforme.

D'après ces renseignements, on serait tenté de les rapprocher de l'Héliomyces comme je le fais ici.

Tribu XI. **Clitocybés.**

Thalle gymnocarpe, homomorphe ou généralement hétéromorphe. Tissu connectif peu développé. Piléus central, se formant de bonne heure, comme les lamelles, mais restant en arrière dans son développement sur celui du stipe dans la période d'accroissement. Bords piléiques typiquement enroulés. Cuticule dense peu développée. Stipe souvent cortiqué, dans ce cas médullé. Lamelles décurrentes, arquées, se détachant quelquefois du stipe dans l'âge. Trame régulière. Subhyménium lâche, souvent très développé. Hyménopode rarement bien distinct (*C. gibba*, *C. candicans*). Cystides nuls. Spores ovales ou arrondies, lisses ou échinulées à membrane sporique simple.

Formes géophiles, rarement parasites, au moins sur d'autres Champignons.

Genres : Clitocybe Fr., *Nyctalis* Fr., *Laccaria* B. (1), *Lepista* Pat. (2).

Clitocybe Fr. — Bords piléiques primitivement enroulés. Basidies à peine émergentes. Spores ovales arrondies, sans dépression hilaire, lisses, petites (3×4 rarement 6×9 μ) (3).

Ce genre passablement grand (environ quatre-vingt-dix espèces) a besoin, comme ceux des précédentes tribus, d'une revision foncière. Nous séparerons d'abord ici avec Patouillard, suivant le conseil de Berkeley, les *Clitocybe versiformes* dans un genre spécial *Laccaria* qui est bien défini, et d'autre part les *C. lobata* et *flaccida* qui ont des spores très caractéristiques.

(1) *Grevillea*, XII, p. 69.

(2) *Loc. cit.*, p. 96.

(3) Il est très pratique de donner de cette manière les dimensions de la spore, en donnant celle du rectangle circonscrit à sa silhouette ventrale ou bien, dans le cas où cette dernière n'aurait une autre largeur que la section de profil, celles du parallélipipède circonscrit.

Comme *Clitocybe* typiques nous considérerons par contre volontiers les *C. fragrans* Fr., *angustissima* Fr., *maxima* Fr., etc., etc. Ces trois espèces que je viens de nommer représentent du reste trois types bien distincts.

Lepista Pat. — Diffère des *Clitocybe* par ses spores fort petites, ovoïdes-arrondies, granuleuses-verruqueuses. Espèces géophiles vivement colorées (orange-fauve).

Espèces principales : Clitocybe lobata B., *C. flaccida* Fr., *C. gibba* Pers., une petite espèce de Wurtemberg, voisine du *C. tyrianthina*.

Patouillard indique encore les *C. inversa* et *maxima*, mais cette dernière espèce a des spores lisses à l'état frais ; ce n'est que dans l'herbier qu'elles deviennent verruqueuses, comme celles du *Cantharellus clavatus* (voyez ma remarque à ce sujet, p. 112). Quant au *C. gibba* la chose me paraît encore douteuse.

Nyctalis. — Ce genre, qui comprend une dizaine d'espèces parasites ou xylophiles, la plupart assez douteuses, est caractérisé par ses chlamydospores (voy. § 76). Quant à l'hyménium, lorsqu'il existe, il est identique à celui de *Clitocybe*, au moins chez le *N. asterophora*. Malgré les travaux de de Bary (1) sur le développement de cette dernière espèce, ce dernier est loin d'être bien connu, et le voile qu'indiquent les auteurs (je n'ai jamais bien pu le reconnaître) n'implique pas nécessairement un développement subangiocarpe.

Telles sont les raisons qui m'engagent à rapprocher ce genre des *Clitocybe*.

Laccaria B. — Gymnocarpe-subangiocarpe (?). Lamelles le plus souvent assez épaisses, à hyménium subcéracé, couleur chair ou violet. Basidies à longs stérigmates effilés. Spore sphérique-arrondie, *échinulée*, assez volumineuse (6-12 μ) (pl. VI, fig. 5, *c*).

Espèces typiques : L. amethystina Bull., *L. proxima* Boud., *L. pumila* nob., etc., etc.

(1) De Bary, *Zur Kenntniss einiger Agaricinen* (*Bot. Zeitg*, 1859, p 385).

Ce genre, qui compte environ une quarantaine d'espèces, a plusieurs caractères communs avec les *Clitocybe;* cependant sa place ici est encore très incertaine.

Il se pourrait qu'on doive, avec Karsten, les rapprocher des groupes de la série, ou peut-être même des Théléphorés du genre *Cristella* Pat. Je ferai remarquer cependant que les spores muriquées des *Thelephora biennis* Fr., *laciniata* Pers., *crustacea* Schum. et même celles du *T. cristata* sont brun clair jusqu'à brun noir, et non blanches comme l'indique Patouillard pour son genre *Cristella* (1).

Les *Clitocybés* ont beaucoup de rapport avec les *Pleurotés*, par leur thalle homomorphe et leur cuticule à peine indiquée. Le degré d'organisation des *Clitocybe* est donc à peu près le même que celui des *Marasmius*. Ils sont répandus surtout dans les contrées tempérées de l'hémisphère Nord, mais on en trouve aussi sous les tropiques et en Australie. Les *Laccaria* sont fréquents en Europe, dans l'Amériqne du Nord et à Ceylan. On en retrouve au Brésil et au Japon (Fayod) (2).

Tribu XII. **Tricholomés.**

Formes nues-subangiocarpes, à stipe central, assez trapues en général, passablement homomorphes. Cuticule primordiale ordinairement persistante. Stipe fréquemment plus ou moins cortiqué, confluent avec la chair piléique et souvent cave dans l'âge. Lamelles décurrentes à leur naissance (primordium 1-2 mm.), puis, par suite de la courbure épinastique du piléus dans la période dite d'accroissement, à tranche parallèle à la surface du stipe, enfin adnées ou très souvent adnexes, plus rarement libres, fréquemment échancrées à leur

(1) *Loc. cit.*, p. 151.

(2) La collection Döderlein contenait une espèce très caractérisée de *Laccaria;* malheureusement elle a été, comme toutes les autres de cette collection, mise à l'esprit-de-vin sans note de couleur, de sorte qu'il n'est pas possible de la déterminer sûrement.

base. Trame très régulière, rarement irrégulière à l'âge adulte (*Melaleuca* Pat.) ; subhyménium toujours très distinct. Spore arrondie, lisse ou granuleuse, à contenu hyalin ou laiteux.

Genres : Tricholoma Fr., *Melaleuca* Pat., *Armillaria* Fr., *Armillariella* Karts.

Les Tricholomés ont si peu de caractères saillants qu'on est tenté de les réunir tous, avec Quelet, en un genre unique. En effet, aucun des caractères évoqués comme distinctifs par Fries ne résiste à un examen sérieux.

Il existe cependant des groupes bien massés, qui sont même *grosso modo* assez bien indiqués par ceux de Fries, mais ces derniers ont besoin d'être caractérisés anatomiquement et quelque peu modifiés.

Les quarante espèces environ de *Tricholoma* et d'*Armillaria* que je connais pourraient me permettre à la rigueur d'esquisser ces derniers, mais je préfère attendre d'en connaître davantage.

Je me bornerai à remarquer que le genre *Armillariella* de Karsten ne me paraît pas suffisamment fondé et surtout ne pas être naturel. Ainsi l'*Armillaria mellea* et les formes voisines ne diffèrent que par le voile subangiocarpe plus développé des *Genuini* Fr. (*T. terreum*, *T. myomyces*, *olidum* Secret. (*Myc. suisse*, n° 178), *T. gausapatum*, *T. cartilaginis* Batsch. ont un voile dans l'extrême jeunesse). Les *Armillaria aurantia* et *impolita* n'ont en principe rien qui les distingue des *Limacini*, si ce n'est que la cuticule est moins développée.

D'autre part, on trouve l'un à côté de l'autre parmi les *Tricholoma* de Fries des formes telles que les *T. leucocephalum* et *T. album*, qui, l'un, a une cuticule visqueuse épaisse, tandis que l'autre est entièrement nu.

Ces exemples, qu'il est inutile d'augmenter, montrent que les Tricholomés forment un groupe très naturel qui comprend un nombre restreint de séries intragénériques. Ces dernières demandent une étude particulière pour pouvoir être déterminées; mais il est à prévoir, si l'on se base sur les faits actuellement connus, qu'elles se trouveront être en rapport avec

celles des Clitocybés, des Pleurotés et peut-être même des *Marasmius* (*Collybia*). Certaines formes, telles que le *T. macrorhizum* Lasch. (1), rappellent les Pleurotes déjà par leur port, tandis que d'autres se rapprochent davantage des *Collybia*.

Enfin il se peut que quelques *Tricholoma* de Fries se trouvent être des Hygrophores (chose facile à distinguer à la trame, et en général aux spores). C'est ainsi que le *Tricholoma Russula* appartient à ce dernier genre selon Quelet (2). D'autre part, j'ai fait remarquer plus haut que l'*Armillaria mucida* Fr. était un terme moyen entre les Hygrophores et les *Amanita*.

Les *T. hygrophani* sont très caractérisés par leur structure, qui les sépare nettement des autres Tricholomés. J'avais déjà, en 1883, établi pour eux un genre spécial, *Psammospora;* mais, comme Patouillard a eu le mérite de reconnaître aussi ce groupe et de le publier avant moi (3), j'accepterai le nom de *Melaleuca* qu'il lui a donné, tout en conservant ma diagnose.

Melaleuca. — Thalle gymnocarpe? charnu, aqueux, assez hétéromorphe. Cuticule dense, mucilagineuse en temps humide, rarement peu distincte (*M. elaioleuca*) Secret., nulle ou à peine indiquée sur le stipe. Stipe subcortiqué (plus ou moins distinctement). Lamelles adnées libres, nombreuses, blanches, blanchâtres ou violettes.

Trame plus ou moins irrégulière à hyphés en forme d'*y*.

Subhyménium distinct, à cellules courtes, branchues. Hyménopode quelquefois développé (*M. adstringens*).

Basidies plus ou moins émergentes. Cystides cuspidés ventrus, à pointes munies d'aiguillons couchés en arrière (comme les « piquants » de l'*Opuntia Ficus-indica*). Spore elliptique à hile distinct, finement granuleuse, rarement lisse (*M. grammopodia*). Espèces praticoles ou sylvicoles.

Ici appartiennent, non seulement le *Tricholoma melaleu-*

(1) Cooke, *Illustrations of british Fungi*, tab. 278.

(2) Quelet, *Sur la classification et la nomenclature des Hyméniés* (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXIII, p. 142).

(3) *Loc. cit.*, p. 96.

cum Fr. (seul cité par Patouillard), mais encore les *T. eleioleucum* Secret., *adstringens* Pers., *T. brevipes* Pers., *T. cuneifolium* (= *niger pratorum* Secret.), *T. fumosum* Pers., *T. nudum* Fr., *T. grammopodium* Bull., *T. personatum*, *T. sordidum* Fr., une nouvelle espèce du Japon (collect Döderlein), et probablement une certaine quantité d'autres espèces.

Les trois dernières espèces européennes citées ont des spores lisses et, à l'exception du *T. grammopodium*, n'ont pas de cystides. Peut-être doit-on les réunir dans une section particulière de ce genre.

Melaleuca me paraît être passablement isolé ; en tout cas, il paraît n'avoir aucun rapport avec les *Tricholoma*. Je ne les ai réunis dans une même tribu que parce qu'ils paraissent avoir un même développement et représentent à peu près le même degré d'organisation.

Les *Tricholomés* sont répandus surtout en Europe et dans l'Amérique du Nord ; mais on en a trouvé aussi au Brésil, dans l'Inde, en Australie, au Japon et en Afrique.

Tribu XIII. **Lépiotés.**

Thalle subangiocarpe, assez hétéromorphe. Annulus présent, rarement nul (*Schulzeria*). Cuticule primordiale persistante, fibreuse. Trame régulière (au moins dans la jeunesse). Subyménium simple. Cystides nuls.

Stipe souvent cortiqué, à moelle persistante ou fugace.

Spore simple ou munie d'un endospore.

Genres : Lepiota, Schulzeria ?

Le premier de ces genres ne peut absolument pas demeurer entier, dès qu'on ne s'en tient pas uniquement aux caractères extérieurs. Je ne le connais malheureusem nt que très imparfaitement, attendu que Berkeley et Broome, Cooke et d'autres encore ont publié une foule de formes exotiques dont quelques-unes très frappantes, mais dont on ne connaît que les caractères extérieurs.

Les dix-neuf espèces de *Lepiota* que j'ai étudiées me per-

mettent cependant de juger suffisamment les types européens, pour pouvoir les grouper de la manière suivante :

Lepiota. — Piléus fibreux-mécheux. Lamelles libres ou adnexes ; les autres caractères sont ceux de la tribu.

I. *Proceri* Fr. — Cuticule régulière. Annulus simple ou double, généralement mobile. Stipe typiquement médullé (à moelle souvent fugace), pénétrant. Trame emmêlée dans l'âge par suite de l'allongement des hyphés, ce qui rend les feuillets mous. Subhyménium celluleux. Spores ovoïdes à endospore généralement très distinct, et pourvues d'un pore germinatif.

Espèces : L. procera Scop., *mastoidea* Gillet, *rhacodes* Fr., *excoriata* Fr., *L. porrigens* Viv. (1), *L. Prevosti* (2) Roumeg., et autres formes voisines.

II. *Echinati*. — Cuticule hérissée, au moins dans la première jeunesse. Voile double, d'abord aranéeux, puis membraneux, restant adhérent à la surface du stipe et le recouvrant en entier. Stipe cortiqué. Lamelles assez fermes. Trame régulière jusque dans l'âge. Subhyménium pseudo-parenchymatique. Basidies non émergentes. Spores ovales, allongées, sans pore germinatif, à endospore mince ou douteux.

Espèces types : Lepiota Friesii Lasch, *L. acutesquamosus* et peut-être les *L. Badhami*, *L. meleagris*, etc.

III. *Clypeolarii*. — Diffère du précédent sous-genre par le stipe médullé, les lamelles charnues et le voile annulaire souvent déchiré, le subhyménium plutôt branchu et les spores à endospore nul ou à peine indiqué (voy. p. 83).

Espèces typiques : L. clypeolaria, *L. naucina* Fr., *L. cristata* et probablement la majeure partie des Champignons qu'on range actuellement dans ce groupe.

Cystoderma gen. nov. — Cuticule primordiale vésiculeuse-celluleuse, constituant le voile général, persistante sur le piléus et sur le stipe qui en est *guêtré*. Stipe cortiqué-médullé. Lamelles fragiles. Trame régulière. Subhyménium rameux.

(1) Viviani, *loc. cit.*, tab. 12, fig. 1-3.

(2) *Revue mycol.*, 1881, p. 152.

Spore arrondie, simple ou pourvue d'un endospore. Pore germinatif nul.

α. *Leucophylli.* — Lamelles blanches, spores à membrane simple.

Ici : les *Lepiota amianthina* Scop. (1), *granulosa* Batsch., *cinnabarina* Alb. et Schw., *carcharios* Pers., *semi-nuda* Lasch. et peut-être le *L. Georginæ* (2).

β. *Chromophylli.* — Lamelles colorées. Subhyménium celluleux. Endospore légèrement coloré (toujours ?).

Ici : le *Lepiota fumoso-purpurea.*

Fusipora gen. nov. — Voile général mince, fibreux, fugace, en grande partie marginal. Lamelles adnées. Subhyménium celluleux. Spores fusiformes à endospore mince, tronquées au sommet et à dépression hilaire atteignant la moitié du dos ; tout le reste comme chez les *Lepiotæ Clypeolariæ.*

Ici : le *Lepiota sistrata* Fr. qui est l'unique forme qui m'ait présenté jusqu'ici les particularités indiquées.

Il est probable qu'on découvrira encore d'autres genres parmi les *Lepiota* de Fries; mais le plus grand nombre des formes paraît se rapporter à nos genres *Lepiota* et *Cystoderma.* Quant à leurs affinités avec les groupes précédents, on a toujours indiqué les *Armillaria* comme formant pour ainsi dire la transition entre les *Tricholoma* et les *Lepiota.*

Sans vouloir nier que la chose soit probable, je ferai remarquer cependant qu'on ne connaît jusqu'ici, autant que je sache, aucune forme de ces deux genres de Fries qui paraisse être vraiment rapprochée.

Quant au genre *Schulzeria* Bresad. (deux espèces européennes), il représente, d'après son auteur, un *Lepiota* gymnocarpe. Ne serait-ce pas là le *Tricholoma* à stipe cortiqué-médullé qui relie ce genre aux Lépiotés ?

Les Lépiotés sont très nombreux (cent soixante-huit espèces). Ils sont répandus principalement dans les régions chaudes du globe, et paraissent surtout être nombreux à Ceylan.

(1) Bolton, *loc. cit.*, tab. 51.

(2) Cooke, *Illustr. of british Fungi*, pl. 132.

Tribu XIV. **Psalliotés.**

Ne diffère de la précédente que par ses spores (ovoïdes), à endospore épais et brun noir pourpré.

Genres : Psalliota Fr., *Chitonia* Fr. et *Pïlosace* Fr.

Psalliota (1). — Stipe plus ou moins médullé. Cuticule fibreuse. Trame régulière, quelquefois emmêlée dans l'âge. Spores ovoïdes à sommet arrondi, brun pourpre, rarement pâle.

α. Stipe indistinctement médullé. Hyménopode nul. Trame régulière jusque dans l'âge. Spores fortement colorées.

Espèces : Psalliota campestris L., *sylvatica* Schaeff., *P. robustissima* Pan., *P. pratensis* Schaeff., *rusiophylla* Lasch., *rubella* Gillet, *hæmorrhoidaria* Kalkbr., *africana* nob. et *Amboensis* nob., ainsi qu'un grand nombre de formes voisines.

β. Stipe médullé. Hyménophore typique. Trame emmêlée dans l'âge. Endospore ne se colorant que lorsqu'il se dessèche. Pore germinatif développé.

Espèces : P. cretacea de Seyn. *Annularia lævis* Kalkbr., et probablement aussi l'*A. alutaria.*

Voici de nouveau les Psalliotés rapprochés des Lépiotes, comme au temps de Persoon! Mais cette fois-ci ce rapprochement est basé sur la structure intime de ces Champignons. Les faits sur lesquels il se base sont les suivants : dans la série des Lépiotes, on voit se développer pour la première fois, peu à peu, l'endospore. Le *Lepiota clypeolaria* a, suivant les exemplaires, un endospore plus ou moins distinct; il accompagne le protoplasme lorsqu'on plasmolyse la spore, comme je l'ai déjà dit au § 73. Les spores du *L. cristata* m'ont paru en être complètement dépourvues; le *L. acutesquamosa* a un endospore distinct; chez les *Proceri*, ce dernier acquiert une épaisseur

(1) Il me paraît pas que le temps soit encore venu de réserver le nom d'*Agaricus* aux Champignons de ce genre, car tant que l'on est si peu renseigné sur les vraies affinités des espèces, il est pratique d'avoir le nom vague d'*Agaricus* pour les désigner en général.

parfois considérable. Or il est très intéressant de constater que les espèces de *Psalliota*, qui par leurs caractères extérieurs se rapprochent le plus des *Lepiota*, soit aussi celles qui s'en rapprochent le plus par leur structure, et dont l'endospore est le moins coloré.

De Seynes a déjà remarqué que l'*Ag. cretaceus* a une anatomie (presque) identique à celle du Champignon de couche. Or ce Champignon offre, d'autre part, des analogies très marquées avec les *Proceri*. Sa trame est d'abord régulière, puis devient lâche et emmêlée dans l'âge comme celle des espèces de ce sous-genre ; son stipe est médullé, pénétrant comme chez ces derniers. D'autre part, le *Lepiota naucina* a exactement la structure du *Psalliota cretacea*, sauf que le stipe est un peu moins pénétrant et les lamelles plus charnues ; l'hyménopode est aussi un peu moins marqué, et les éléments du subhyménium plutôt branchus qu'arrondis. L'*Annularia lævis* Krblz., assez fréquent dans le Piémont, tient exactement le milieu entre ces deux formes ; on peut à peine le distinguer de l'*Ag. cretaceus ;* la seule différence anatomique est le pore germinatif qui est très distinct chez l'*Ag. lævis*, tandis que les spores de l'*Ag. cretaceus* n'en possèdent pas, au moins qui soit visible sans déshydratants.

Remarquons enfin que le tissu des Lépiotes et des Psalliotes a tendance à rougir à l'air. Cette propriété très remarquable, qui s'observe surtout chez les *Lepiota Badhami*, plusieurs formes du *Psalliota arvensis*, les *P. hæmorrhoidaria* et *sanguinaria*, est l'unique cause de la coloration de beaucoup de *Lépiotés* et de *Psalliotés*.

La distribution géographique des *Psalliotés* est la même que celle des *Lépiotés*. Comme ces derniers, ils sont particulièrement nombreux à Ceylan.

Le *Psalliota campestris* L. est une espèce cosmopolite par excellence ; on le trouve dans toute l'Europe, depuis la Laponie jusque dans les pays méditerranéens, où il se montre particulièrement polymorphe. On l'a retrouvé en Islande, dans toute l'Amérique, jusque dans le Groenland au 75e degré de latitude

nord ; enfin en Australie, en Tasmanie, à la Nouvelle-Zélande, à Java, en Chine, dans l'Inde, comme aussi dans l'Afrique australe.

Chitonia Fr. — Ce petit genre est fort intéressant. Les quatre espèces qui le composent (deux européennes et deux de Ceylan) paraissent ne se distinguer du *Psalliota* que par leur développement angiocarpe. Je dis angiocarpe et non endocarpe, attendu que ces Champignons ont un stipe atténué à la base et qu'il est plus probable que la volve n'est formée ici que par le voile général angiocarpe.

Ce genre ne peut donc probablement pas être comparé aux *Amanita*, mais bien aux *Telamonia subvolvata* nob., *bivela*, etc., ainsi que probablement aux *Locellina* Gillet. Le *Psalliota hæmorrhoidaria* n'appartient pas à ce genre, comme Schulzer (1) l'a prétendu, car il n'est pas subangiocarpe.

Pilosace. — Ce petit genre (six espèces très dispersées), qui doit être un *Psalliota* exannulé, m'est totalement inconnu.

SÉRIE C

Dans les deux séries précédentes, à quelques exceptions près, la spore était caractérisée par sa membrane simple et incolore. Ici, par contre, elle se fait remarquer par les caractères opposés, sauf cependant chez un petit nombre d'espèces qui font exception, et qui ont une membrane sporique simple et incolore.

Quant à la forme extérieure des Agaricinés de cette série, elle offre la même gradation de types que dans les précédentes, sauf que les formes inférieures correspondant à *Cantharellus* ou à *Trogia* sont peut-être inconnues. Je dis « peut-être », atttendu qu'il est possible que certains *Crepidotus* soient fort simples de structure. Le seul que je connaisse, le *C. mollis*, a, malgré ses caractères extérieurs des types inférieurs, une organisation assez complexe, bien davantage, par exemple, que celle des Tubariés. Les termes supérieurs de

(1) *Oesterreich. bot. Zeitschrift*, 1880, n° 3.

ces séries sont typiquement angiocarpes, quelques-uns même, comme nous le verrons plus tard, volvacés, mais probablement pas tous endocarpes.

Tribu XV. **Tubariés**.

Thalle charnu, homomorphe, gymnocarpe-subangiocarpe. Cuticule piléique nulle, surface piléique sèche ou gélifiée, pileuse. Stipe régulier. Lamelles décurrentes-adnées. Trame subrégulière. Subhyménium distinct. Cellules hyméniales subcylindriques-claviformes. Basidies peu émergentes, 4-bisporiques. Spores à membrane simple, assez variables (chez le même exemplaire), ovoïdes, à profil dorsal peu convexe, mais sans dépression; de couleur ocre (par leur contenu). Espèces géophiles ou lignatiles, à mycélium secondaire développé.

Genres : Tubaria, une partie des *Flammula* et des *Galera*.

Tubaria. — Gymnocarpe (?) — subangiocarpe. Piléus d'abord campanulé. Stipe cortiqué. Lamelles plus ou moins largement adnées-décurrentes, rubigineuses-orangées. Cystides nuls. Spore ocre, à membrane simple *incolore*, ovoïdes-ventrues, plutôt petites.

Espèces : T. conspersa Pers., *T. furfuracea* Secret., *trigonophylla* Lasch., *inquilina* Fr. (endospore douteux?), *T. stagnina* Secret., *T. phæophylla* Karst., probablement la plupart des *Tubaria* de Fries, et les *Naucoria sapinei* de cet auteur, au moins les *N. sapinea* et *hybrida* Fr.

Galera. — Piléus conique ; stipe élancé, cortiqué. Lamelles adnées-adnexes. Trame régulière. Hyménopode quelquefois présent (*G. hypnorum*). Cystides développés, non épaissis. Spore à endospore douteux, brun-rouille.

α. *Galeræ*. — Piléus un peu visqueux, non hygrophane. Lamelles adnées. Cystides cuspidés ventrus.

Espèces : Galera mniophila Lasch., *G. pygmeo-affinis* Fr., *G. vittiformis* Fr., et probablement la plupart des *Bryogenii*.

β. *Mycenariæ*. — Piléus pelliculeux hygrophane. Lamelles adnexes sub-adnées. Spores quelquefois rugueuses.

Espèces : Galera rubiginosa et *G. hypnorum* Fr.

Flammula Fr. — Subangiocarpe. Ce genre ne diffère des précédents que par la cuticule piléique esquissée (poileuse), les basidies émergentes, souvent bistérigmiques, les cystides nuls et les spores à endospore (?) brun-rouille, souvent munies d'un pore apical. Espèces lignatiles à couleurs brun fauve.

α. Subhyménium peu marqué. Spores atténuées au sommet.

Ici : *Naucoria erinacea*, *Flammula picrea* Fr. (?), *Naucoria pygmæa* Bull. (?).

β. Subhyménium très distinct avec hyménopodium. Spores ovoïdes à dépression dorsale.

Ici : *Flammula liquiritiæ* Pers.

γ. Subhyménium distinct. Cuticule subcelluleuse. Cystides présents. Spores comme sub β.

Ici : le *Flammula carbonaria* Fr. (1).

Les Tubariés forment un groupe très naturel. Nous verrons plus tard que les Tubariés, tels que je les comprends ici, forment la souche principale de la série C.

Flammopsis nob. — Diffère du précédent genre par la surface piléique nue ou visqueuse et les spores arrondies-ovales finement granuleuses, dépourvues de pore apical. — Espèces jaune fauve ou dorées.

Ici : *F. abruptus* Fr., *alnicolus* Fr., *lubricus* Fr., *astragalinus* Fr. et une nouvelle espèce à endospore évident découverte en Valais par Studer (2) et probablement la plupart des *Lubricæ* de Fries.

Les *Flammula* Fr. ne sont, au fond, que des *Tubaria* à cuticule nulle ou pileuse, et, sous ce rapport, le *Tubaria conspersa* pourrait, à la rigueur, passer pour un *Flammula*, si ses lamelles et son thalle plus homomorphe ne lui assignaient pas un rang un peu inférieur.

Les Tubariés sont dispersés surtout dans les régions tempérées des deux hémisphères.

(1) Vu sa cuticule celluleuse presque typique, cette espèce doit peut-être appartenir au genre *Agrocybe* nob.

(2) Elle paraît être voisine du *Pholiota aurea*, Mattusch.

Tribu XVI. **Naucoriés.**

Diffère de la précédente par la présence d'une cuticule celluleuse (pseudo-parenchymatique), ordinairement persistante sur le piléus, le stipe médullé, l'endospore distinct, souvent pourvu d'un spore germinatif. Espèces surtout géophiles, subangiocarpes-angiocarpes.

Ici : la majeure partie des *Naucoria*, des *Galera* et quelques *Pholiota* Fr.

Ces Agaricinés se répartissent en genres bien marqués et très naturels, auxquels je conserverai les noms de ceux de Fries.

Naucoria nob. — Lamelles adnées-adnexes. Subhyménium rarement distinct. Cellules hyméniales *claviformes*. Basidies peu émergentes, 2-4-sporiques. Spores ellipsoïdiques à dépression hilaire, nulle, un peu prononcée. Pore germinatif développé ou nul. Cystides en quille, typiques (à membrane non épaissie).

Ici : *N. cerodes* Bull. (espèce type), *N. melinoides*, *N. vervacti*, et d'autres restés indéterminés.

Conocybe nob. — Subhyménium très développé, trame presque bilatérale. Cellules hyméniales (surtout les paraphyses) courtes, subcylindriques. Basidies émergentes. Spore jaune-rouille (sous le microscope), ovoïdes elliptiques ou plus ou moins lenticulaires, à pore germinatif distinct, sans dépression hilaire.

Ici : *Galera tenera* Bull., *G. spartea* Fr., *G. spicula* Lasch. (?), *eriocephala* Secret. (*Myc. s.*, n° 790), *G. antipoda* Lasch. (spores comprimées aussi latéralement !).

Ce genre dérive du précédent.

Bolbitius. — Port et consistance des *Coprinus*, dont ils paraissent avoir le développement. Tissu connectif typiquement développé. Hyménopode très distinct. Paraphyses subisodiamétriques, spore ovale à section tranversale et profil elliptique.

Ne connaissant que le *B. luteolus*, je ne donne cette diagnose qu'à titre d'essai. Tel que je le comprends ici, le *Bolbitius* est le terme extrême d'une des séries C.

Agrocybe gen. nov. — Carpophore charnu assez ferme, stipe souvent pourvu d'une gaine médullaire (voy. § 33). Cuticule celluleuse se détruisant avec l'âge (surface piléique mucilagineuse). Voile double, souvent annuliforme et mucilagineux. Trame épaisse, assez irrégulière. Subhyménium rameux. Hyménopode ordinairement plus ou moins distinct. Cellules hyméniales plutôt courtes et trapues. Cystides peu nombreux, en quille, à parois minces. Basidies 4-sporiques. Spores brun-rouille ovoïdes, à dépression hilaire peu accentuée. Pore germinatif rarement distinct.

α. *Pholiotidei.* — Cuticule primordiale, monostrate, fugace. Spore avec pore germinatif.

Ici : *Naucoria semiorbicularis* (1) Pers., *sphalermorpha* Bull., *gibberosa* Fr. (et formes voisines), *N. præcox* (espèce type), *N. pædiades* (2).

Quant au genre *Roumeguerites* Karst. (3), il reste à savoir quelle est la structure anatomique de l'unique espèce (finlandaise) connue, et si elle diffère des *Agrocybe*.

β. *Naucoridei.* — Cuticule celluleuse persistante, polystrate. Spores sans pore germinatif.

Ici : *Pholiota pumila* Fr., *P. mycenoides* Fr., *P. Ægerita* Brig. (4), *P. pudica* Bull. (angiocarpe?), deux autres espèces

(1) Les *A. semi-orbicularis* et *pædiades* n'ont peut-être qu'une cuticule mucilagineuse; mais comme l'*A. præcox*, qui a une cuticule celluleuse typique dans la jeunesse, n'en a pas non plus à l'état adulte (ce qui s'explique par la nature involucrale de cette cuticule, qui n'est autre chose que la cuticule primordiale fugace), il me paraît probable que ces deux premières espèces auront une cuticule primordiale celluleuse. (Cette prévision s'est vérifiée.)

(2) Viviani, *loc. cit.*, tab. 12, fig. 4-6.

(3) Karsten, *Icones selectæ Hymenomycetum Fenniæ nondum delineatorum*, fasc I, tab. LIX, Helsingforsiæ, 1883.

(4) Quoi qu'on en ait dit, cette espèce me paraît peut-être identique à l'*Ag. piopparello Viviani* (*Funghi d'Italia*, tab. 6, fig. 6) — *Armillaria Vivianii* Fr. (*Hym. Eur.*, p. 45), que j'ai récolté au lieu indiqué par Viviani, et qui correspond exactement à ses figures et à sa description. Elle est fondée sur

du Japon (collection Döderlein), et probablement un assez grand nombre d'autres *Pholiota* de Fries.

Les espèces de ce genre sont peut-être angiocarpes.

Pholiotina gen. nov., angiocarpe (toujours?). — Voile général fibreux, formant l'épicutis; double et annuliforme sur le stipe. Cuticule piléique proprement dite hyméniforme typique, muqueuse, subhyménium et hyménopodium denses et à éléments filiformes fins, peu distincts. Cellules hyméniales allongées, claviformes. Basidies, 4-, souvent 2-stérigmiques. Spores brun-rouille, ovoïdes, elliptiques, à dépression hilaire ordinairement développée, appointies au sommet et munies quelquefois d'un pore apical. Cystides allongés, cylindracés, à parois minces.

Ici : *Pholiota blattaria* Fr. (espèce type) et *P. togularis* Bull.

Rozites Karst. — Diffère du précédent par la cuticule celluleuse polystrate sèche, et les spores ponctuées à pore germinatif papilleux (pl. VI, fig. *y*).

Ici : le *R. caperata* Krblz. (tab. 73, fig. 10 et 12). Cette espèce a de grands rapports avec l'*Agrocybe pudica*.

Les genres qui composent la tribu des Naucoriés offrent une gradation très frappante dans leurs caractères, et il est à prévoir qu'ici plus qu'ailleurs, l'étude attentive et approfondie des formes (qui, pour la plupart, paraissent devoir être faciles à cultiver) permettra de les ordonner en séries naturelles très complètes.

Les Naucoriés sont répandus sur toute la surface du globe, mais ils paraissent être (*Bolbitius* excepté) plus nombreux dans l'hémisphère nord. L'*Agrocybe semiorbicularis* est une forme cosmopolite typique. On l'a trouvée presque partout où l'on a collectionné des Agarics. L'an passé, le Dr Schinz me l'a rapportée avec l'*Ag. pædiades* du centre de l'Afrique australe.

l'observation de jeunes exemplaires; les vieux exemplaires ont les caractères du *Pholiota Ægerita* et des spores couleur ocre brunâtre.

Tribu XVII. **Pholiotés.**

Agaricinés subangiocarpes-angiocarpes, à bords piléiques enroulés et infléchis dans la jeunesse.

Voile général sec ou ordinairement gélifié sur le piléus dans l'âge, persistant sous forme de mèches sur le stipe, en est souvent comme guêtré. Voile inférieur double, souvent peu apparent, irrégulièrement annuliforme. Lamelles adnées-adnexes, à trame assez épaisse, très régulière.

Cystides quelquefois développés, mais à parois minces.

Espèces surtout lignicoles.

Genres : Pholiota Fr. (pro parte), *Ryssospora* nob., *Myxocybe* nob.

Pholiota. — Subangiocarpe, à cuticule visqueuse (gélifiée) sur le piléus, à l'âge adulte. Subhyménium dense, rameux quelquefois, aussi gélifié dans l'âge (*P. aurea*). Cystides rarement développés, cuspidés (*P. curvipes* Fr.). Spores lisses, elliptiques, le plus souvent à dépression dorsale typique, à endospore épais et muni d'un pore apical.

Ici : les *P. adiposa*, *aurea*, *squarrosa*, *lucifer*, *curvipes*, *unicolor* (stérigmates nuls!), *destruens* Bront., *terrigena* Fr., et probablement encore le plus grand nombre des *Squamosi* Fr.

Les *Pholiota* sont très voisins des *Flammula*, dont ils ne paraissent différer que par leur voile visqueux. Plusieurs d'entre eux, au moins les *P. aurea* Fr., *lucifer*, etc., ont un hyménopode distinct (1).

Certaines formes, telles que le *P. phragmatophylla* Guern. (2), *Ægerita* Brigant (3), *P. prominens* Cooke (4) (Australie), qui sont déjà extraordinaires par leurs caractères extérieurs, pourraient bien ne pas appartenir toutes à ce genre.

(1) Cooke, *Illustr. of british Fungi*, pl. CCCLXX.

(2) Gillet, *loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

(4) *Revue mycologique*, juillet 1880.

Ryssospora gen. nov. (ῥυσσός, ridé). — Diffère du *Pholiota* par la cuticule mucilagineuse peu développée, le stipe cortiqué. le stipe allongé ventru, et surtout par les spores ferrugineuses *ridées-ponctuées*, à endospore mince, sans pore germinatif.

Ici : *Flammula apricrea* Fr., *marginata* Batsch (tab. 37, fig. 207), *Pholiota mustelina* (cuticule nulle?), *Naucoria hilaris*.

Ce genre me paraît se rapprocher beaucoup des *Flammopsis* supérieurs, dont il ne diffère que par le voile.

Myxocybe gen. nov. — Diffère des *Pholiota*, parce qu'il est angiocarpe; la cuticule piléique est subcelluleuse, polystrate, et l'épicutis (voile général) visqueux. Les spores sont verruqueuses, ovoïdes, un peu ventrues.

Ici : *Pholiota radicosa* Bull.

Ce genre rappelle beaucoup les *Hebeloma* supérieurs, mais aussi certains *Pholiota*.

Sa place ici est assez douteuse.

Les Pholiotés sont répandus surtout dans les contrées tempérées de l'hémisphère nord (1), cependant on en trouve aussi quelques-uns dans les tropiques et dans l'hémisphère sud, et surtout en Australie.

Tribu XVIII. **Inocybés.**

Les formes de ce groupe diffèrent des Pholiotés simplement par les spores ventrues ou gibbeuses, et les cystides (quand ils existent) à parois constamment épaissies vers le sommet.

Genres : Inocybe Fr., *Clypeus* Britzel, *Hebeloma* Fr.

Inocybe. — Cuticule nulle ou peignée, sèche. Spores lisses, ovales ou rarement obovales (type de l'*I. affinis* Pers.). Cystides le plus souvent développés et couronnés. Subhyménium toujours distinct, l'hyménopode toujours nul. Stipe

(1) Voy. Kalkbrenner, *Bull. Acad. impér. des sc. de Saint-Pétersbourg*, t. XXVII, p. 135-142.

plein, rarement ridé ou médullé. Espèces surtout géophiles.

Ce genre est très naturel, car la structure et le port de ses nombreuses formes sont très uniformes.

On peut bien, cependant, y distinguer des types différents; mais mes recherches, qui ne s'étendent qu'à environ trente-deux espèces, ne me permettent pas encore de les reconnaître assez nettement pour que je puisse m'en occuper dans ce travail.

Clypeus Britzelm. (1). — Diffère d'*Inocybe* par les spores, qui portent sur les côtés et sur le profil ventral un certain nombre de bosses, variables suivant les espèces, mais qui, quoique assez nombreuses, paraissent avoir une position constante.

Ici : les *Inocybe asterospora* Q. (2), *I. calospora* Q., *I. rimosa* Bull., *I. scutella* Fr. (nob.), *proximella* Karst. (3), *angulospora* Schulze (4), *prætervisa* Q. (5), *maritima* et *margaritispora* B. et C. (6), *inedita*, *impressibilis*, *semiflora* Britz. (7), *Pluteus chrysophæus* Schaeff.? (nob.).

Ce genre me paraît dériver du précédent, malgré l'opinion contraire de Britzelmeyer.

Hebeloma. — Cuticule piléique (provenant du voile général, donc primordiale) visqueuse. Cystides nuls, spores ovoïdes un peu ventrues, à faible dépression dorsale et à endospore souvent criblé-ponctué.

α. *Euhebeloma* nob. — Cuticule piléique proprement dite celluleuse, développée au moins jusqu'à la moitié du rayon piléique. Subhyménium large, paraphyses courtes, subcylindriques, basidies très émergentes. Spores à endospore forte-

(1) Britzelmeyer, *Dermini et Melanospori aus Sudbayern Ber. naturhist. Ver. in Augsburg*, 1883, p. 147-196.

(2) *Bull. Soc. bot. de France*, 1880, pl. II, fig. 6 et Cooke, *Illustr.*, pl. 385.

(3) *Meddel. ot Societas pro Fauna et Flora fennica*, 1882, p. 44.

(4) *Mykologische Beiträge*, III, p. 426.

(5) Patouillard, *loc. cit.*, n° 115.

(6) Cooke, *loc. cit.*, pl. DV et CCCXCII.

(7) *Loc. cit.*

ment criblé et à pore germinatif papilleux. Stipe souvent médullé.

Ici : *H. sinuosum* Lindgr., *H. crustuliniforme* Bull., *H. versipelle* Fr.

β. *Hebelomella* nob. — Cuticule piléique non développée. Subhyménium à cellules moins isodiamétriques. Basidies peu émergentes et paraphyses claviformes. Spore lisse ou à endospore légèrement criblé, sans pore germinatif. Stipe rarement médullé.

Ici : *H. longicaudum* Pers., *punctatum* Fr., *truncatum* Schaeff., *mesophæum* Fr. (?), *H. parvulum* Secret. (1), et probablement la majeure partie des *Hebeloma* de Fr.

Les *Hebeloma* sont très voisins des *Inocybe*. Ils constituent une série probablement parallèle à ces derniers, et j'ai quelques raisons pour croire que les *Inocybe* inférieurs sont très voisins des *Tubaria*.

Les Inocybés sont particulièrement fréquents en Europe, mais on les retrouve cependant assez fortement représentés dans l'Amérique du Nord.

Quelques espèces ont été trouvées en outre en Australie, dans l'Inde, en Afrique et dans l'Amérique méridionale.

Tribu XIX. **Plutéidés.**

Agaricinés semi-angiocarpes-endocarpes à thalle charnu aqueux, à thalle très hétéromorphe. Cuticule développée seulement sur le piléus, qui est visqueux en temps de pluie. Lamelles adnexes ou libres, rarement adnées. Trame souvent renversée (voy. § 57). Spores sphériques-elliptiques à endospore épais, couleur chair, plus ou moins pubescent. Cystides toujours (?) développés, coniques, ventrus, à parois minces ou hamuliformes (pl. VI, fig. 7, *f*), épaissis au sommet.

Ici : *Pluteus*, *Pluteolus* (?), *Cyphellopus* nob. (*Acetabu-*

(1) *Myc. s.*, n° 572.

laria B.), *Schinzinia* nob., *Annularia* Schulze, *Volvaria*.

Pluteus. — Semi-angiocarpe-angiocarpe (?). Spore sphérique-ellipsoïde. Voile général souvent peu apparent.

Les *Pluteus* européens se groupent comme suit :

α. *Sessilispora*. — Stipe et piléus confluents. Paraphyses et basidies courtes subcylindriques. Stérigmates nuls. Cystides à crochets.

Ici : *P. salignus* Pers., et peut-être le *P. pellitus* Fr.

β. *Trichoderma*. — Stipe régulier. Trame peu régulière ou renversée. Paraphyses claviformes cylindriques allongées. Basidies fusiforme strès émergentes, tronquées au sommet, à quatre stérigmates, courts et courbés. Cystides à crochet.

Ici : *P. atricapillus* Batsch., *P. cervinus* Fr., *P. ringens* Fr., et probablement *P. subcervinus* B. et Br. (Ceylan), *P. æolus* B. et Br. (Ceylan), comme peut-être aussi *P. phaiocephalus* DC. (1).

γ. *Hispidoderma*. — Trame subrégulière. Cuticule hispide. Cystides irréguliers en crochet.

Ici : *P. leoninus* Schaeff., et probablement les espèces voisines.

δ. *Celluloderma*. — Stipe et piléus de texture différente. Cuticule parenchymatique monostrate. Trame régulière ou bilatérale (pl. VI, fig. 2). Basidies à peine émergentes. Stérigmates plus longs que sub β et γ.

Ici : *P. nanus* Pers., *P. umbrosus* Pers., *P. phlebophorus* Ditt., et probablement les *P. fusco-nigricans* B. et Br. (Ceylan), *ephebeus* Fr., *glyphidatus* B. et Br. (Ceylan). Cette dernière forme paraît être intermédiaire entre les sections γ et δ.

Les *Pluteus* forment un beau groupe, très naturel et très caractéristique. Quant à la place que doit occuper ce dernier dans le système, on doit avouer que la question est encore assez obscure. Le fait que le *P. chrysophæus* Schaeff. ne diffère des autres *Pluteus* que par ses spores gibbeuses, qui sont

(1) De Seynes, *Flore myc. de Montpellier*, pl. III, fig. 9.

exactement semblables à celles des *Clypeus* Britz., rend assez probable l'hypothèse d'une certaine affinité entre ces deux genres. Il me paraît même probable que le petit genre *Pluteolus* Fr. (deux espèces européennes à spores inconnues) comblera en partie cette lacune.

Les *Pluteus* (soixante-deux espèces) sont répandus surtout dans les contrées tempérées et chaudes de l'hémisphère nord. Ils sont particulièrement nombreux à Ceylan et rares dans l'hémisphère sud. Le *P. cervinus* a été retrouvé à Ceylan, dans l'Afrique australe et en Tasmanie.

Schinzinia gen. nov. — Habitus des *Pluteus* δ, mais la substance du Champignon est dense, ferme comme celle de certains *Collybia*. Stipe médullé (à chair bien distincte de celle du piléus), un peu pénétrant. Cuticule piléique nulle. Chair piléique dense composée de hyphés courts, irréguliers et rameux (en forme de Y, comme chez beaucoup de *Pluteus*). Trame régulière à éléments aussi très courts. Subhyménium rameux-celluleux, très distinct. Basidies à peine plus grosses que les paraphyses, 4-stérigmiques. Spore ovoïde, étirée latéralement en un hile conique extraordinairement grand. Endospore très épais se prolongeant dans le hile, incolore.

Ici : une seule espèce, le *S. pustulosa* Fayod, qui m'a été rapportée du pays des Ambo (Afrique australe) par mon ami le Dr H. Schinz, auquel j'ai dédié ce genre. Je la décrirai prochainement en détail avec les autres espèces nouvelles d'Agarics que renfermerait la collection Schinz.

Si l'on ne tient pas compte de la consistance de ce Champignon, laquelle pourrait peut-être trouver une explication dans les conditions climatériques de ces contrées, le *Schinzinia* paraît se rapprocher des *Pluteus;* de plus, le fait que le stipe était revêtu d'une mince couche de fins hyphés — je n'en ai pas fait mention dans la diagnose, vu son importance douteuse — permet de supposer que cette espèce est semi-angiocarpe ou peut-être même angiocarpe.

Cyphellopus nob. (= *Acetabularia* B.). — Berkeley a établi ce genre pour l'*Ag. acetabulosus* Sow., et a fait connaître

depuis une autre espèce, l'*Ag. cycnopotamius* (1) de l'Australie comme son nom l'indique.

Le rapprochement de ces deux espèces du genre *Locellina* Gillet, tel qu'il existe dans le *Sylloge Fungorum* de Saccardo, ne me paraît pas correspondre aux probabilités. Sans parler du *Locellina*, que nous examinerons plus tard et qui n'a probablement pas plus de cystides que tous les autres Cortinaires, je ferai remarquer que les caractères extérieurs des *Acetabularia* B. sont, excepté le bulbe, tout à fait ceux des *Pluteus*, sauf que les cystides paraissent être encore plus développés. La cuticule paraît être celluleuse. J'irai même jusqu'à admettre la possibilité que l'*Ag. acetabulosus* soit un *Pluteus* anomalement développé, comme par exemple l'*Amanita nobilis* de Bolton, qu'on a pas non plus retrouvée depuis son inventeur.

Quant au godet qui sert de base aux *Acetabularia* B., il doit exciter au plus haut point l'intérêt des mycologues, car il paraît être un bulbe primordial et par conséquent les bords de la capsule représenter ceux du bulbe des Amanites oblitérées (voy. pl. VII, fig. 10). Nous aurions donc ici un développement endocarpe sans formation de volve, comme il est esquissé chez le *Telamonia subvolvata* nob. et probablement chez le *Locellina* de Gillet.

Il est donc probable que *Cyphellopus* se trouvera être aux *Pluteus* δ ce que le *Volvaria* est aux *Pluteus* β.

Annularia Schulz. — Les quelques espèces de ce genre très intéressant semblent établir une liaison entre le *Pluteus* et le *Volvaria*. L'*Annularia Goliath* Spegazz. de la République Argentine, très bien décrit par son auteur, paraît se rapprocher au moins beaucoup de ce dernier genre, quoiqu'il semble être angiocarpe et non endocarpe. L'*Annularia lævis* décrit par de Seynes (*loc. cit.*, n° 43) sous le nom d'*Ag. cretaceus* est, comme je l'ai dit déjà, une forme très voisine de cet Agaric et n'appartient pas à ce genre. Par contre,

(1) *Journ. of Linn. Soc.*, 1873, XVIII, p. 389.

il existe vraiment une *Annularia* toute blanche à feuillets roses.

Cette espèce, que j'ai découverte le 4 octobre 1879, dans une clairière des environs de Bex (Suisse) et que je nommerai *niveo-sericea*, a un piléus (2 1/2 cm. de diamètre), d'abord parabolique (retenu alors par le voile supérieur annuliforme ou fibreux soyeux), puis convexe, légèrement umbonulé. Il est très régulier, et comme le stipe, d'un blanc satiné éclatant. Le stipe (haut de 4 centimètres environ, épais de 4-5 millimètres) est plein, droit, très régulier, légèrement renflé et courbé à sa base. L'anneau qui se trouve aux deux tiers de sa hauteur est délicat, simple et fugace. Il marque la place à lquelle atteignirent les bords piléiques, quand le piléus commença à s'ouvrir. Les lamelles sont adhérentes, atténuées vers leur base, arrondies au sommet, fragiles, nombreuses et d'une couleur chair tendre.

Je n'ai trouvé que deux exemplaires de ce Champignon, qui doit être rare, car je l'ai cherché depuis souvent au même endroit sans succès. Malheureusement, à cette époque, je ne notais que la forme des spores et encore seulement quand elles me paraissaient extraordinaires, et, comme Secrétan dont l'ouvrage me servait de guide, je me contentais de faire une description et une esquisse exacte des Champignons. Telle est la raison pour laquelle j'ignore complètement l'anatomie de cette espèce intéressante. Cette forme est importante, car elle paraît se rapprocher beaucoup des espèces indigènes de *Volvaria*, surtout du *V. Taylori*.

On pourrait même supposer que notre Champignon était une anomalie de développement de cette dernière espèce; mais la façon différente des lamelles, qui étaient très bien formées, ainsi que celle du stipe, ne permettent de le considérer ni comme un *Volvaria*, ni comme un *Annularia lævis*, qui, du reste, ne paraît pas croître dans cette localité.

Les autres espèces d'Annularia, toutes assez remarquables, semblent s'éloigner passablement de ce type.

Volvaria. — Endocarpe (?), voile supérieur restant à l'inté-

rieur de la volve comme chez les *Amanitopsis* (voy. pl. VII, fig. 13), ou disloqué et restant sur le stipe (*V. parvula* Weimm. et probablement *V. plumosa* Q. (1), *V. hypopythya* Fr., *V. pubipes* Peck, etc.), ou peut-être même sous forme d'anneau au stipe (2). Cuticule nulle ou mucilagineuse. Lamelles généralement libres. Trame renversée (toujours ?). Spores et cystides, quand ils sont développés, comme chez *Pluteus* δ, sauf que la spore n'a peut-être qu'une membrane.

Je ne connais que trois espèces de ce genre extrêmement intéressant (*V. parvula* Weimm (2), *V. Taylori* Cooke et *V. murinella* Q), qui compte jusqu'ici une trentaine d'espèces blanchâtres et bistrées, rarement jaune doré (*V. xanthocephala* de l'Australie; serait-elle voisine du *Pluteus leoninus*?) qui sont répandues dans toutes les zones tempérées et chaudes. Le *V. bombycina* Schaeff. est cosmopolite; on le trouve en Europe, dans les États-Unis, à Cuba, à Valparaiso et au Cap.

Ce sont des Agaricinés géophiles, rarement parasites sur d'autres Champignons (le *V. Loveiana* parasite sur le *Clitocybe nebularis*).

Tribu XX. **Crépidotés.**

Ne connaissant du genre *Crepidotus* que le *C. mollis*, je puis d'autant moins juger de ce groupe qu'il est représenté en Australie et dans les pays chauds par un grand nombre de formes remarquables.

Le *Crepidotus mollis*, qu'on a retrouvé dans les États-Unis et en Australie (importé ?), a une cuticule gélifiée-visqueuse comme le *Pleurotus geogenius*, une trame composée de singuliers hyphés courts, épais, anastomosés et à parois ondulées (ils rappellent les cellules endodermiques), un hyménopode typique à hyphés filiformes longs et un subhyménium étroit à hyphés courts et rameux. L'hyménium ressemble à celui du

(1) Patouillard, *Icones analyticæ Fungorum*, n° 333.

(2) L'*Amanita tenuipes* Dur. et Lév. (*Exploration scient. de l'Algérie*, pl. XXX, fig. 4) ressemble du moins beaucoup à un *Volvaria*.

Tapinia atrotomentosa. Les spores sont ovales, à profil un peu anguleux vers le hile et au sommet. L'endospore est brun-rouille et muni d'une goutte réfringente ordinairement unique et centrale.

Cette différenciation assez haute des tissus ne cadre guère avec le manque de stipe de cette espèce. Il se peut au reste que les autres *Crepidotus* aient, au moins en partie, une organisation beaucoup plus simple. J'ai déjà fait remarquer, en commençant cette série, qu'il est possible que les formes inférieures de celle-ci, actuellement inconnues, existent encore parmi les *Crepidotus*.

Tribu XXI. **Nématalomés.**

Espèces angiocarpes ou subangiocarpes, à piléus central et à lamelles le plus souvent adnexes. Trame régulière (au moins dans la jeunesse). Subhyménium toujours développé, hyménopode souvent distinct. Spores ovales, à dépression hilaire peu marquée ou nulle, rarement déprimée dorsalement. Endospore épaissi, brun pourpre, souvent muni d'un pore. Cystides claviformes mucronés.

Cette tribu, composée des genres *Nematoloma* Karst., *Stropharia* et *Deconica*, a des affinités très marquées avec les *Pholiota* et les *Flammula* dont elle paraît dériver.

Nematoloma. — Espèces sveltes, angiocarpes (au moins la majorité), à cuticule piléique celluleuse et à voile général (épicutis) fibreux. Voile supérieur double uniforme, ou simple et cortiné. Stipe régulier cortiqué. — Subhyménium diminuant d'épaisseur vers la tranche des lamelles. Paraphyses subcylindriques. Basidies peu émergentes. Spores plutôt petites ($6 \times 4\ \mu$), sans pore germinatif distinct, brun pourpre, rarement rouille. Cystides fréquemment colorés, souvent pénétrants dans le subhyménium.

Ici : *N. sublateritium* Fr., *fasciculare* Pers., *epixanthum* Paul., *amarum* Bull., *Capnoides* Fr., *dispersum* Fr., trois nouvelles (?) formes, dont deux du Japon (collection Döderlein),

et probablement tous les *Hypholoma* de la section *Fasciculares*.

Les *Nematoloma* (à peu près une quarantaine d'espèces connues) sont répandus surtout en Europe et dans les États-Unis, mais on en retrouve à Ceylan, dans l'Amérique du Sud et en Australie.

Stropharia. — Subangiocarpe, à voile général sec ou mucilagineux, et à voile supérieur fibreux, quelquefois cortiné ou annuliforme, double. Stipe ordinairement médullé. Trame souvent emmêlée dans l'âge. Paraphyses claviformes courtes. Basidies le plus souvent émergentes. Cystides comme chez *Nematoloma*, mais incolores. Spores noir pourpre, ovales elliptiques, rarement un peu comprimées latéralement, à pore germinatif souvent distinct.

A. *Viscipelles* Fr.

α. *Æruginosæ* nob. — Subhyménium exactement comme chez les *Nematoloma*. Voile général visqueux épais. Voile supérieur en partie marginal. Trame souvent emmêlée dans l'âge. Formes géophiles.

Ici : *S. æruginosa* Fr., *cyanescens* Bolt.

β. *Mundæ* Fr. — Subhyménium assez dense, rameux. Paraphyses claviformes, au moins trois fois aussi longues que larges. Basidies émergentes d'un tiers. Voile général mince. Voile supérieur double annuliforme. Formes plutôt géophiles.

Ici : *S. obturata* Fr., *S. melanosperma* Fr., *S. uncta* Fr.

γ. *Merdariæ* Fr. — Port svelte. Stipe médullé à gaine médullaire souvent développée. Subhyménium celluleux. Hyménopode ordinairement distinct. Paraphyses courtes, environ deux fois plus longues que larges. Cystides généralement peu nombreux. Basidies émergentes de moitié.

Ici : les *S. stercoraria* Fr., *separata*, *S. semi-globata* Batsch, *luteo-nitens* Fr., *merdaria* (spores quelque peu aplaties latéralement), *Scitula* Mas.

Le genre *Anellaria* Karst. ne me paraît pas naturel, car il réunit des *Panæolus* et des *Stropharia* typiques ; il ressort au reste de ce travail que la forme du voile général sur laquelle

Anellaria repose exclusivement, n'a qu'une importance secondaire.

B. *Spintrigeræ.* — Surface piléique fibrilleuse, non visqueuse.

S. Caput-Medusæ, etc.

Je ne connais aucune forme de cette section.

Le *Stropharia* ne paraît pas être un genre naturel, quoique ses formes soient très semblables entre elles. Ainsi le *S. æruginosa* se rapproche beaucoup des *Nematoloma;* le *S. obturata* paraît se rapprocher davantage encore des Agrocybés et les Strophaires de la dernière section doivent ressembler énormément aux *Psalliota* (par exemple le *P. rubella*), si j'en juge par le *Ps. coronilla* Bull.

Les *Stropharia* sont répandus surtout dans les contrées tempérées de l'Europe. Ils paraissent rares en Amérique, semblent manquer en Australie et être assez nombreux à Ceylan. Le *Stropharia Feildani* B. est intéressant non seulement parce qu'on l'a trouvé dans les îles Bellot (31°41′ de latitude septentrionale), au nord de l'Amérique, mais encore parce qu'il paraît se rapprocher beaucoup de certaines formes de l'*Agaricus campestris.*

Deconica W. Smith (1). — Subangiocarpe (?); cuticule nulle ou presque uulle. Spores lisses, ovales, lenticulaires, ventrues, avec dépression hilaire et arête dorsiventrale infléchie en avant. Le reste est comme chez les *Stropharia* γ.

Ici : *D. atrorufa* Schaeff, *D. xylaria* Secret. (= *nuciseda* Fr. ?)

Ce genre paraît relier certains *Psilocybe* (*P. fœni-sicci* Pers.) aux *Stropharia.*

TRIBU XXII. **Cortinariés.**

Agaricinés subangiocarpes, angiocarpes ou même subendocarpes, à stipe central, cortiqué ou régulier. Voile général (épicutis) sec ou visqueux. Voile supérieur aranéeux restant

(1) *Journal of Botany*, 1876, p. 176.

au stipe ou aux bords du piléus sous forme de cortine. Subhyménium toujours distinct. Spores ferrugineuses à endospore généralement épaissi, ovoïdes ou obovoïdes. Cystides nuls.

Les Cortinariés constituent un groupe très considérable de formes, dans lesquelles on remarque autant de diversité spécifique dans les détails de structure que d'uniformité dans le plan d'organisation général. Les espèces sont par conséquent en général très bien délimitées, tandis que les genres le sont beaucoup moins.

La classification de Fries me paraît être ici vraiment l'expression des affinités naturelles des types. Plusieurs espèces se trouveront, sans doute, n'être pas à leur place; mais le cadre général est certainement naturel et s'affermira peu à peu, à mesure que l'on connaîtra mieux les formes.

Les Cortinariés sont répandus presque exclusivement dans les contrées tempérées de l'ancien et du nouveau monde, et se répartissent dans les genres :

Dermocybe Fr., *Hydrocybe* Fr., *Telamonia* Fr., *Sphærotrachys* nob., *Locellina* Gillet, *Phlegmacium* Fr., *Myxacium* Fr.

Dermocybe. — Subangiocarpe. Cuticule nulle ou à peine esquissée (mucilagineuse). Voile supérieur aranéeux, peu abondant. Trame régulière, subhyménium branchu assez lâche. Spores ovoïdes à faible dépression hilaire, à endospore rugueux ou lisse. Espèces à couleurs vives.

Ici : *D. colymbadina* Fr., *cinnamomea* Fr., *conformis* Secret., *Orelleana* Fr., *crocea* Fr., *purpurea* Bull., *anthracina* Fr. (spores lisses!), *Bulliardi* Pers., *cinnabarina* Fr., *Ag. rigens* Pers. (*velum universale viscosum!*), etc.

Les *Dermocybe* se rapprochent beaucoup des *Flammula* et des *Sphærotrachys*.

Hydrocybe. — Subangiocarpe-angiocarpe, stipe régulier cortiqué. Cuticule piléique quelquefois esquissée, régulière. Voile général fibreux. Trame à éléments courts et irréguliers. Subhyménium rameux, ordinairement lâche. Spores obovoïdes échinulées, d'un brun ferrugineux.

Les espèces de ce genre gardent ordinairement le voile en partie sur les bords du piléus, qui paraissent drapés; elles sont assez semblables de port, mais possèdent des spores assez différentes ; ainsi celles de l'*H. renitens* ressemblent à celles de certains *Flammula*, tandis que l'*H. acuta* Pers. se rapproche davantage des *Naucoria* par sa structure et ses spores.

Je regarderais volontiers comme espèces typiques d'*Hydrocybe* les *H. decipiens*, *castanea* Pers., et formes voisines ; leurs spores sont elliptiques, arrondies, finement échinulées et généralement brun-rouille foncé (pl. VI, fig. 5, μ). Le *Cortinarius infractus* appartient par conséquent aussi aux *Hydrocybe*.

Les espèces de ce genre demandent donc à être groupées plus soigneusement, mais je ne puis songer à entreprendre ici ce travail, attendu que je n'en connais que douze (1).

Telamonia. — Angiocarpe. Voile général en partie cortiné, en partie recouvrant le tiers inférieur du stipe sous forme de gaine. Voile supérieur aranéeux. Stipe régulier cortiqué. Cuticule piléique régulière subcelluleuse, à éléments allongés, parallèles au rayon du piléus, même pourvue quelquefois d'un vrai épicutis mucilagineux. Trame régulière. Subhyménium rameux assez dense. Spore typique, ovoïde, plutôt petite (taille 8×5 μ), à endospore granuleux, hile punctiforme.

Ici : *T. torva* Fr., *brunnea* Pers., *Jubarina* Fr., *brunneofulva* Fr. (spores lisses!), *incisa* Pers., *glandicolor* Fr., *punctata* Pers., *limonia* Fr., *helveola* Pers., *hinnulea* Fr., *hematochœlis* Secret., *subvolvata* nob., etc.

Le *T. subvolvata* nob. est une nouvelle forme très intéressante que j'ai découverte à Pignerol (place d'Armes), le

(1) Parmi ces dernières, se trouve une espèce nouvelle, l'*H. erythrojonipes* nob., remarquable par sa beauté, que j'ai découverte dans le val d'Angrogna près de Pignerol (parmi le *Polytrichum formosum*) : le piléus est conique (2-3 millimètres de diamètre), d'un brun ferrugineux foncé à reflets bleu d'acier; le stipe (5-7 centimètres de haut, 2-3 millimètres d'épaisseur) est courbé et ondulé à sa base. Sa moitié supérieure est satinée d'un beau violet lilacé, l'inférieure est fibrilleuse et d'un rouge-cinabre comme le mycélium. Les lamelles sont adnées, un peu ventrues, d'un brun-miel. Je décrirai autre part plus en détail cet Agaric qui rappelle l'*Ag. Christinæ* Fr.

30 octobre 1886. Elle est très voisine du *T. laniger*, mais s'en distingue par des spores plus petites, et surtout par le voile général qui forme une guêtre épaisse au pied du pédicule ; il reste en partie attaché quelque temps sur les bords du piléus sous forme d'écailles membraneuses, comme la volve de certains *Amanita*. Je n'ai malheureusement pas pu trouver de primordiums de cette intéressante espèce, qui paraît être aux *Telamonia* ce que le *Locellina* est aux *Inoloma* de Fries.

Les *Telamonia* sont très voisins des *Hydrocybe* dont ils ne se distinguent que par leur couleur ocracé fauve, et anatomiquement, surtout par leur cuticule piléique plus marquée (leur angiocarpisme est plus décidé).

Sphærotrachys gen. nov. (ainsi nommé à cause des spores rondes et rudes). — Je réunis ici en un seul genre tous les Cortinaires qui, n'appartenant pas aux genres précédents, possèdent des *spores arrondies et rugueuses*. Ils sont caractérisés en outre par leur consistance aqueuse, qui rend hygrophanes ceux qui n'ont pas de cuticule mucilagineuse, et visqueux ceux qui en ont une.

Subgen. 1. *Myxoderma* Fd. — Voile général mucilagineux. Cuticule piléique proprement dite, nulle (toujours ?).

Ici : le *Myxacium liquidum* Fr., *nitidum* Schaeff., *Phlegmacium cumatile* Fr., *Inoloma cyanites* Fr.

Subgen. 2. *Inoloma* Fr. — Voile général sec, cuticule piléique nulle, ou à éléments allongés parallèles au rayon piléique. Stipe souvent médullé.

Ici : *Inoloma violaceo-cinereum* Pers., *camphoratum* Fr., *eumorphum* Pers., *albo-violaceum* Pers., *tripherum* Secret (?) (1) (trame renversée !). Le *Sphærotrachys camphorata* peut être considéré comme type de ce sous-genre.

Myxacium Fr. — Ne diffère des *Sphærotrachys* β que par le voile général très visqueux et épais, les spores ovoïdes allongées, atténuées au moins au sommet et à dépression hilaire peu marquée.

(1) *Mycogr. suisse*, n° 172.

Ici : les *Myx. collinitum*, *mucifluum*, *delibutum* et probablement beaucoup d'autres.

Phlegmacium Fr. — C'est un genre très difficile. Ses espèces, en général très définies, demandent une étude approfondie avant qu'on puisse songer à les grouper d'une manière naturelle. Les trente-six espèces que je connais me permettent seulement de constater un grand nombre de types différents, mais ne me permettent pas de les discerner encore assez distinctement pour que je puisse m'en occuper maintenant, car, ici peut-être plus qu'ailleurs dans cette tribu, le mode de développement primordial paraît fournir de bons caractères, et pouvoir être employé pour l'établissement de groupes secondaires.

En général les *Phlegmacium* sont assez hétérogènes ; les uns, (*Phlegm. ioneum*, etc.) rappellent les *Dermocybe ;* les *P. decoloratum* Fr., *violaceo-cinereum* Secret., les *Sphærotrachys ;* les *P. olivascens, rapaceum*, plutôt les *Hebeloma ;* les *P. elegantior* et formes voisines semblent se rapprocher des *Pholiota.*

L'étude des *Phlegmacium* ne peut par conséquent être entreprise qu'après celle de ces groupes.

Locellina Gillet (*Champignons de la France*, p. 429). — « Une volve se déchirant au sommet, à base persistante bulbiforme ; collier aranéeux, spores fuscescentes. »

Ce genre, tel que Gillet l'a établi pour son *L. Alexandri*, doit être conservé, même s'il était prouvé que cette espèce n'est qu'une forme hypertrophique du *Cort. delibutus* Fr., comme le veut Quélet (*Enchiridion*, p. 78), car il représente parmi les Cortinaires, les *Chitonia* parmi les Psalliotés. L'*Agaricus arachnostreptus* Letell. (*Icon. Fungorum*, pl. 617) paraît même devoir être rangé parmi les *Locellina*, s'il ne se trouve pas être un *Telamonia*. Quant aux *Acetabularia* B., réunis aux *Locellina* dans le *Sylloge Fungorum*, nous avons déjà statué pour eux une place particulière, attendu qu'aucun Cortinaire ne possède de cystides.

Tribu XXIII. **Pratellés.**

Thalle aqueux-charnu, subangiocarpe-angiocarpe. Piléus central. Stipe toujours médullé, souvent fistuleux. Cuticule celluleuse, pseudo-parenchymatique (il me paraît probable qu'il s'agit le plus souvent d'une cuticule primordiale persistante). Lamelles adnées-libres. Trame régulière. Subhyménium ordinairement distinct. Basidies émergentes, 4-stérigmiques. Cystides coniques, souvent ventrus et obtusément cuspidés. Spores lisses, brunes, pourpre noir.

Ici : presque tous les *Pratellés* de Fries.

Ce groupe est très caractéristique par la teneur en eau considérable de ses formes. Les genres sont peu distincts. Ils sont assez bien exprimés par la classification de Fries, que j'adopterai en me réservant d'y faire les restrictions qui me paraîtront nécessaires.

J'ai cherché aussi à mieux définir les genres en tenant compte des particularités anatomiques; ceci m'a conduit à en séparer quelques types bien caractérisés.

Psathyrella. — Habitus svelte. Voile général très fugace. Consistance plutôt aqueuse. Stipe nu, fistuleux, souvent avec gaine médullaire distincte. Lamelles largement adnées chez les espèces typiques. Cuticule piléique simple. Subhyménium *nul* ou quelquefois distinct dans la jeunesse. Cellules hyméniales claviformes courtes. Spores ovoïdes à dépression hilaire, à pore apical indistinct.

Ici : *P. uda* Pers., *subatrata* Fr., *bifrons* B. (1), *atomata* Fr., *conopilea* Fr., *gracilis* Fr., *microrhiza* Lasch., etc.

Psathyra. — Lamelles ordinairement étroitement adnées. Cuticule et subhyménium présents, rarement bistrates (hypoderme respectivement hyménopode). Trame assez régulière ; le reste comme chez *Psathyrella*. Angiocarpe,

Ici : *P. spadiceo-grisea* Schaeff, *P. fatua* Fr.

Astylospora gen. nov. (à cause des stérigmates nuls). —

(1) *Grevillea,* V, pl. VIII.

Stérigmates nuls; spores par conséquent sessiles. Cellules hyméniales presque isodiamétriques. Cystides coniques-ventrus. Subhyménium et cuticule pseudo-parenchymatiques passablement distincts. Spore à pore germinatif évident. Le reste comme chez *Psathyra*.

Ici : *Psathyra corrugis* Fr., *Ag. cernua* Pers. et une *Psathyrella* restée indéterminée.

Pluteopsis gen. nov. — Cuticule celluleuse, souvent pileuse. Subhyménium rameux (toujours?). Spores ovoïdes à profil et silhouette presque triangulaires (pl. VI, fig. 5, *x*). Dépression dorsale manifeste. Stipe médullé.

Ici : *Ag. phellospermus* Secret., *Gunneri* Secret. (1) et une autre espèce indéterminée.

Hypholoma. — Carpophore charnu aqueux. Voile général *manifeste*, restant au bord du piléus et sur le stipe. Cuticule et subhyménium pseudo-parenchymatiques, ce dernier peu distinct de la trame, qui a presque le même aspect dans l'âge. Spores régulières, elliptiques, sans dépression ni dorsale ni hilaire.

Ici : l'*H. appendiculatum* et ses nombreuses formes voisines, *H. Cadolleanum* Fr., etc. *H. cascum* Pers., *H. intosum*. Pass., *Ag. sarcocephalus* Fr.

Psilocybe gen. nov. — Probablement subangiocarpe. Stipe médullé peu différent du piléus. Cellules hyméniales arrondies. Spores ovoïdes grandes ($12 \times 7\mu$) et rugueuses.

Ici : *P. fœni sicci* Pers. (2), *P. atro-brunnea* Lasch., *bullacea* Bull. (3).

Glyptospora gen. nov. — Diffère du genre précédent par ses spores fortement verruqueuses, rarement presque lisses, à sommet étiré en papille volumineuse non épaissie. Cuticule piléique celluleuse polystrate (ce genre est probablement angiocarpe). Subhyménium celluleux, ordinairement très distinct. Hyménopode souvent développé. Cystides subcylindriques quelquefois réunis en groupes.

(1) Gunner, *Flora Norveg.*, p. 125, tab. VII, fig. 6-10 (*ex Secretan*).

(2) *Icon. et descript. Fungor. minus cognitum*, tab. XI, fig. 1.

(3) Patouillard (*loc. cit.*) indique pour ce genre des spores lisses.

Ici : *Ag. velutinus* Pers., *lacrymabundus* Bull., *lanaripes* Cooke (1).

Je ne me suis pas cru obligé de conserver le nom de *Lacrymaria*, que Patouillard a donné au genre qu'il a fondé pour les mêmes espèces, attendu que sa diagnose embrasse des formes telles que l'*Ag. cascus*, qui ne sauraient rentrer dans mon genre *Glyptospora*.

Les Pratellés doivent être considérés comme très voisins des Naucoriés. Ils ont des affinités très évidentes avec les *Galera*, qui ont une organisation absolument semblable, et qui paraissent dériver des mêmes types.

Les Pratellés sont répandus sur toute la surface du globe, surtout dans les zones tempérées de l'hémisphère nord.

Tribu XXIV. **Coprinoïdés.**

Thalle très aqueux, subangiocarpe-angiocarpe, peut-être même endocarpe (*Coprinus stenocoleus*, *C. Barbeyi*, etc.). Stipe médullé central. Cuticule celluleuse. Lamelles déliquescentes. Trame assez régulière. Paraphyses plus ou moins isodiamétriques. Cystides utriculeux-cylindriques. Spores noires, lisses ou (exceptionnellement) verruqueuses, à endospore épaissi.

Subtribus A. PANÆOLEÆ.

Typiquement angiocarpe (toujours ?). Spores plus ou moins dorsiventrales, souvent aplaties aussi latéralement. Cuticule piléique souvent pluristrate.

Panæolus. — Hypoderme ordinairement distinct. Subhyménium très distinct. Hyménopode souvent développé. Lamelles non déliquescentes nébuleuses (2). Spores ovales, aplaties latéralement et dorsiventralement en leur milieu, à pore germinatif évident, papilleux. Stipe fistuleux, souvent pourvu d'une cuticule.

(1) *Journal of Botany*, 1883, pl. IV, fig. 2.

(2) A cause des spores qui ne mûrissent pas partout en même temps.

Ici : *P. coprophilus* Bull., *P. fimicola* Fr., *retirugis* Fr., *campanulatus* Bull., *sphinctrinus* Fr., *cinctulus* Bolt. (?), *acuminatus* Fr., *caliginosus* Fr. et probablement la plupart des *Panæolus* décrits.

Le *P. Remyi* (1) (désert de Gobi) a cependant un aspect étranger à ce genre. Le *P. sterquilinus* Fr., pour lequel Karsten a fondé son genre *Oncopus*, m'est inconnu ; je me bornerai à observer que le voile général du *P. acuminatus* est mucilagineux et qu'il est sous-tendu dans la jeunesse comme celui d'un *Myxacium* ou du *Stropharia semi-globata* ; enfin, qu'il forme ici aussi un anneau, très fugace il est vrai. D'après cela, il me semble probable que ce genre *Oncopus* n'est pas suffisamment établi. Peut-être se trouvera-t-il former un sous-genre naturel de *Panæolus*.

Lentispora gen. nov. — Subangiocarpe. Cuticule piléique celluleuse se détachant du piléus sous forme de débris furfuracés lors de l'expansion de celui-ci. Trame mince. Subhyménium nul. Paraphyses isodiamétriques. Spores lenticulaires, rarement aplaties légèrement sur les côtés.

Ici : les *Coprinus tomentosus* Bull., *ephemeroides* Fr. et probablement le *rotundisporus* Peck (États-Unis), *C. Barbeyi* Kalkbr. (Syrie) (2), le *C. Schroeteri* Karst. (Finlande) (3), *C. Hendersoni* B. (4), *C. involucratus* Rdr. et Lev. (5) (Algérie) qui est peut-être même endocarpe.

Subtribus B. COPRINOIDEÆ.

Coprins subangiocarpes-angiocarpes. Spore ovoïde-ellipsoïde.

Coprinus. — Subangiocarpe. Cuticule celluleuse monostrate ou souvent poileuse, au moins dans la jeunesse. Stipe

(1) *Revue mycol.*, juillet 81.
(2) *Ibid.*, 1881, pl. XV.
(3) *Symbol. ad mycol. fennicam*, XIII, p. 20.
(4) *Outlines of british Fungology*, 1860, pl. XXIV.
(5) *Explorat. scient. de l'Algérie*, pl. XXXI, fig. 7.

généralement nu. Subhyménium rarement (?) développé (*C. comatus* et voisins). Basidies sveltes, émergentes. Spores ellipsoïdes-ovoïdes, brun noir. Espèces blanches ou grisâtres à piléus mécheux.

Ici : les *Coprinus soboliferus* March., *lagopus* Fr., *extinctorius*, *stercorarius*, *domesticus*, *fimetarius*, *macrorhizus*, *cinereus*, *oblectus* Bolt., *ovatus*, *comatus*, *picaceus* (endocarpe?), et probablement un grand nombre d'autres.

Coprinopsis Karst (1). — Cuticule celluleuse dans la jeunesse, souvent poileuse, monostrate ou même pluristrate. Trame fréquemment subparenchymatique dans l'âge. Spore brun pourpre (submicr.), ovoïde, souvent comme tronquée au sommet par le pore germinatif papilleux. Voile universel peu développé. Stipe généralement encore pruineux au sommet des restes de la cuticule primordiale, qui est celluleuse-poileuse. Espèces à piléus brunâtre pour la plupart.

Ici : *Coprinus papillatus*, *radiatus*, *rapidus*, *digitalis*, *tersgiverans*, *fuscescens*, *deliquescens*, *petasitiformis* Corda, *micaceus*, etc.

Ephemerocybe gen. nov. — Subangiocarpe (toujours?). Piléus pelliculeux à chair presque nulle. Lamelles se fendant par le dos, lors de la grande période d'accroissement. Trame assez irrégulière dans l'âge. Spores lenticulaires.

Ici : *Coprinus ephemerus* Bull., *sceptrum* Fr., *plicatilis* et probablement une bonne partie des *Coprini veliformes* de Fries. Le *C. armillaris* Fr. (îles Saint-Thomas) appartient-il vraiment ici ?

Ce genre se distingue des *Lentispora* nob., dont il a les spores et l'hyménium, par la cuticule monostrate celluleuse hyméniforme, et le piléus pelliculeux. Il me paraît être au *Coprinopsis* ce que le *Lentispora* est au *Coprinus*.

Pselliophora Karst. — Angiocarpe ? semi-angiocarpe ? Cuticule mucilagineuse très mince, surface piléique lisse, puis mécheuse. Trame quasi-bilatérale par le développement

(1) J'ai pris ce genre dans un sens un peu différent de cet auteur.

du subhyménium qui est fort lâche, celluleux. Hyphés connectifs typiquement développés. Spores noires, lisses, comme celles du *Coprinus*, ou rarement rugueuses, comme celles du *Glyptospora velutina*.

Ici : *C. atramentarius* Bull. et ses nombreuses formes, et le *C. insignis* Peck (?) (États-Unis).

Cette dernière espèce est extrêmement remarquable. Je l'ai retrouvée, croissant en touffe dans un chêne creux au Bois de Boulogne (près du lac) à Paris (1). Ses spores ont presque exactement la forme de celles de l'*Ag. velutinus* Pers. (pl. VI, fig. 5, *z*), sauf qu'elles sont plus grandes ($12 \times 6 \times 8\mu$) et à papille terminale moins large. Le port de cette espèce tient la moyenne entre celui du *C. comatus* et celui du *C. atramentarius*. Serait-ce peut-être une forme du *C. cylindricus* que je ne connais pas ?

Quoi qu'il en soit, cette espèce réunit le thalle du *C. atramentarius* et les spores des *Glyptospora*.

Les Coprinoïdés sont répandus sur toute la surface du globe, mais ils paraissent particulièrement nombreux en Europe. Il me paraît cependant probable que l'étude plus soignée des *Coprinus* en réduira quelque peu le nombre des espèces, qui sont passablement polymorphes.

SÉRIE D

Tribu XXV. **Goniosporés.**

Agaricinés gymnocarpes, charnus ou charnus-aqueux à stipe central (excepté *Claudopus*, s'il existe).

Spore à membrane simple, anguleuse-prismatique ou même étoilée. Cystides nuls. Stipe nu, régulier-médullé rarement

(1) Mon Champignon correspond au moins exactement à la description de celle-ci, sauf des teintes rouges qu'elle présente au piléus, comme souvent le *C. comatus*.

subcortiqué. Trame toujours régulière. Subhyménium toujours distinct.

Ici : le gros des Rhodosporés représenté par les genres : *Claudopus* (?), *Eccilia*, *Clitopilus* (?), *Entoloma*, *Leptonia*, *Nolanea*.

Claudopus. — Ce genre n'existe peut-être pas, car il devrait comprendre des Goniosporés pleurotiformes et nous verrons que plusieurs des formes qu'on a prises pour telles ont des spores d'une structure bien différente de celle des Goniosporés.

Eccilia. — Je ne puis guère juger de ce genre qui correspond aux *Omphalia*, car je n'en connais bien qu'une espèce, l'*E. rhodocylix* Lasch. Cette espèce minuscule n'a pas de cuticule, un stipe plein, ferme, non cartilagineux, un piléus pelliculeux formé, ainsi que la trame, par la même qualité de hyphés. La trame est très régulière, le subhyménium est étroit, les cellules hyméniales claviformes, les basidies un peu plus grandes que les paraphyses, les spores ont les bosses ventrales inférieures plus accentuées que les supérieures (voy. ce que j'ai dit de la spore des Goniosporés au chapitre touchant la spore en général, § 72).

Clitopilus Fr. — Ce genre n'a probablement plus de raison d'exister, attendu que plusieurs *Orcelli* Fr. constituent un groupe spécial (nos *Jugaspora*), et que les deux autres Clitocybes que je connais (*Ag. leucocarneus* et *Ag. undatus*) ont exactement les caractères de l'*Eccilia rhodocylix*.

Entoloma. — Thalle charnu ou fibreux, piléus central à bords recroquevillés au commencement de la période d'élongation. Stipe charnu, régulier, souvent cave dans l'âge, mais non cortiqué. Cuticule nulle. Lamelles d'abord adnées, puis libres, adnexes ou même décurrentes. Spores presque isodiamétriques, se rapprochant le plus souvent beaucoup du type géométrique fondamental.

On peut classer les *Entoloma* en trois groupes :

α. Subhyménium dense, à éléments filiformes ; espèces charnues, fibreuses, solides :

Ag. fertilis B., *Ag. prunuloides* Fr. (1), *adstringens* Pers., *costatus* Fr., *pascuus* Secret., *irregularis* Bolt., *politus* Fr., *costatus* Fr.

β. Subhyménium moins dense, à hyphés plutôt grossiers. Espèces charnues-aqueuses :

Entoloma rhodopolium, *xystum* Secret., *sericellum* Fr., *Placenta* Batsch., *atrobadipes* Secret., *Bloxami* B.

γ. Subhyménium celluleux. Espèces succulentes.

Ici : *E. asprellum*, *elaphinum*.

Ce genre a un mode de développement secondaire, qui rappelle celui des *Tricholoma*.

Leptonia. — Thalle charnu, cartilagineux, assez ferme, surface piléique souvent poileuse, mais non celluleuse. Lamelles adnexes, souvent plus tard décurrentes. Subhyménium, indistinctement séparé de la trame. Spore à peu près deux fois aussi longue que large. Stipe fistuleux, souvent cortiqué, médullé ou vide, nu comme le piléus.

Ce genre ainsi délimité ne coïncide pas exactement avec le genre Friesien et comprend les *Entoloma ardosiacum* Bull., *griseo-cyaneum*, *speculum* Fr., *plœopodium* (2) Bull., les *Leptonia anatina* Lasch., *æthiops* Fr., *nefrea* Fr., *atrobadipus* Secret., *neglecta* Lasch., *tenua* Secret., *serrulata* Fr., *lazulina* Fr., *chalybœa* Pers.

Ces deux dernières espèces possèdent un piléus densément poileux, qui pourrait presque passer pour revêtu d'une cuticule.

Nolanea. — Thalle succulent très hétéromorphe (tissu connectif bien différencié). Cuticule piléique celluleuse, monostrate. Lamelles adnexes ou libres. Spores gibbeuses subisodiamétriques (au maximum deux tiers de fois aussi larges que longues) (pl. VI, fig. 5, ε, ξ).

(1) Cooke, *loc. cit.*, pl. CCCXII.

(2) Quoique cette espèce s'éloigne par quelques caractères secondaires des vrais *Leptonia*, il ne me paraît pas qu'on doive former pour elle avec Britzelmayer le genre *Hyponema* (*Dermini ad Melanospori aus sud-Bayern*, in *Ber. nathist. Ver. in Augsburg*, 1883), qui embrasse, paraît-il, aussi le *Nolanea picea* Schulz. qui est pour moi un vrai *Leptonia*.

Ici : *N. dissiliens* Britz (?), *Ag. ncanus* Fr. (1), *Nol. juncea*, *proletaria*, *enchlora* Lasch., etc.

On le voit, les Goniosporés forment une série très continue, qui commence par des formes à thalle homomorphe nu, à lamelles décurrentes (*Eccilia*) et qui finit par des formes telles que les *Leptonia*, à thalle hétéromorphe, et à piléus revêtu d'une cuticule celluleuse monostrate, qui représente probablement la cuticule primordiale persistante.

C'est précisément le fait de la présence de formes telles que les *Eccilia*, qui empêche de ranger les Goniosporés à côté des *Clypeus*, attendu que les espèces que je connais de ce genre ont un thalle beaucoup plus hétéromorphe et des lamelles non décurrentes. Quant à la spore à membrane simple, je ne suis pas certain qu'elle ne se retrouve pas chez les *Clypeus*, mais ceci pourrait éventuellement tenir précisément au fait que la spore est anguleuse, si, comme il est rationnel de le croire, on peut admettre quelque analogie entre la conformation des cystides et celle des spores.

C'est l'incertitude complète où l'on se trouve actuellement quant aux affinités naturelles des Goniosporés, qui m'engage à les ranger ici provisoirement dans une série spéciale, quoique en vérité il se puisse fort bien qu'ils aient des affinités avec les autres Rhodosporés et avec les *Clypeus*.

Les Goniosporés sont presque exclusivement répandus dans les parties tempérées de l'hémisphère nord ; cependant on en a retrouvé à peu près partout, particulièrement à Ceylan.

SÉRIE E

TRIBU XXVI. **Paxillés.**

Thalle charnu-aqueux, assez homomorphe, à stipe latéral ou excentrique, rarement central, gymnocarpe-subangiocarpe, à lamelles décurrentes, rarement adnées, souvent séparables

(1) Voy. Cooke, *Illustration of british Fungi*, pl. CCCXXXVI, et W. Smith, *Journ. of Botany*, 1873, pl. CXX, fig. 5-7 (*Naucoria echinospora*).

de la chair piléique (à cause de la direction différente des hyphés de la couche sur laquelle elles reposent), à tranche aiguë. Trame emmêlée bilatérale ou régulière. Subhyménium souvent développé, mais pas très nettement individualisé. Cystides, quand ils existent, cylindriques. Spores ellipsoïdes, allongées ou même fusiformes, à endospore épaissi, ferrugineux-noir.

Ici: *Tapinia* Fr., *Paxillus* Fr., *Lyophyllum* Karst., *Gomphidius*, *Gymnogomphus* nob.

Tapinia (1). — Gymnocarpe (?). Stipe latéral ou excentrique, *cuticule dense, à peine développée. Trame distinctement bilatérale*, composée d'éléments plutôt courts. Subhyménium celluleux. Cellules hyméniales relativement petites, minces, subcylindriques. Cystides nuls (toujours?). Spores ovales, plutôt petites, brun pâle.

Ici : *T. atrotomentosa* Batsch, et une petite espèce du Japon (collect. Döderlein).

Paxillus. — Stipe ordinairement excentrique. Lamelles succulentes, adnées, décurrentes, rarement arrondies à leur base. Trame régulière composée de longs éléments, assez gros, exactement cylindriques, à parois souples. Subhyménium rameux. Cellules hyméniales claviformes. Cystides cylindriques cuspidés. Spore ovoïde à faible dépression hilaire. Cuticule poileuse, souvent en outre mucilagineuse.

Ici: *Paxillus involutus* Batsch et *P. paradoxus* Cooke et probablement les *P. panuoides* Fr., *chrysophyllus* Trog., etc.

Gymnogomphus gen. nov. — *Thalle nu, à stipe central*, ou subexcentrique (probablement gymnocarpe), homomorphe. Lamelles arquées, larges, décurrentes. *Trame emmêlée*, et cystides cylindriques, nus. Spores grandes, fusiformes, à dépression hilaire, comme celles des *Gomphidius*, mais brun pâle Espèces géophiles.

Ici, deux espèces nouvelles du Japon (collect. Döderlein) que je publierai sous peu. Elles ont le port de l'*Hygrophorus*

(1) Voy. Hooker, ***English Flora***, 1836, p. 101 (*Agarics*, par Berkeley).

nemoreus, c'est-à-dire les caractères extérieurs des *Camarophyllus* de Fries ou des *Gomphidius* s'ils étaient nus.

Gomphidius. — Subangiocarpe, à voile général visqueux. Voile supérieur aranéeux peu développé. Stipe central. Trame bilatérale, typique. Subhyménium nul. Cystides cylindriques, grands, et revêtus d'une croûte qui les enveloppe en laissant libres leurs extrémités (pl. VI, fig. 5, *b*). Spore elliptique fusiforme, noire (vue en masse), grande, à large dépression hilaire (pl. VI, fig. 5, *j*).

Ici : *Gomphidius glutinosus* Schaeff., *viscidus* L. (1), *roseus* Fr. et probablement *G. maculatus* Scop.

Le genre *Lyophyllum* Karsten m'est inconnu (2).

Les rapports des Paxillés avec les Agaricinés sont encore tout à fait obscurs ; par contre ils ont des affinités très évidentes avec les Bolets. Déjà Schweinitz a comparé le *Gomphidius rhodoxanthus* des États-Unis au *Boletus subtomentosus*, et dernièrement Patouillard a tranché la question en plaçant les *Boletus* parmi les Agaricinés. A mon avis, c'est aller trop loin.

De même que les Agaricinés n'ont probablement pas une souche unique, de même aussi le *Boletus*, quoique dérivant en partie sûrement des Paxillés, doit rester parmi les Polyporés, car il n'est pas pratique de multiplier les familles en les restreignant à des groupes d'immédiate origine commune.

Patouillard base son rapprochement sur je ne sais quoi, car il n'a diagnosé aucune de ses tribus ; il paraît au reste n'avoir pas approfondi la question, car il met tous les Bolets dans le même sac, en les rapprochant tous des Paxillés, sans faire de distinction. En vérité, la parenté des Bolets et des Paxillés ne s'étend qu'à quelques types de Bolets ; mais pour ceux-ci la chose est aussi certaine que peut l'être une déduction de ce genre.

(1) Je ne sais comment il se fait que la figure soignée de la trame de cette espèce, représentée par de Seynes dans sa *Flore mycologique*, ne rend pas le bilatéralisme de la trame, et s'éloigne au reste passablement de mes dessins, par les basidies très émergentes. Y aurait-il deux espèces très voisines?

(2) *Hymen. fennici* (*Acta Soc. pro fauna et Flora fennica*, t. II, nº 6, p. 1).

Ainsi le *Paxillus paradoxus* Cooke (*Grevillea*, V, p. 6) (1), espèce que j'ai récemment découverte dans les vallées vaudoises du Piémont (où elle est assez fréquente, dans les terrains tranchés au bord des routes), a non seulement le port et la consistance d'un Bolet, mais ses lamelles, qui sont d'une belle couleur jaune doré à cause des cystides, ont une structure identique à celle des tubes des Bolets du groupe du *B. subtomentosus*, naturellement une trame composée d'éléments allongés cylindriques très réguliers, souples et plongés dans un mucilage incolore.

La forme des paraphyses, des basidies et des spores est également identique à celle de ces Bolets. La cuticule qui recouvre le piléus est sèche, elle a aussi exactement les caractères de celle du *Boletus cavipes*, par exemple. Enfin il n'est pas rare de trouver des exemplaires du *Paxillus paradoxus* dont les lamelles sont en partie anastomosées de manière à former des pores pour le moins aussi évidents que ceux de ce dernier Bolet. Cette tendance paraît être très générale chez les *Paxillus*, car on retrouve souvent ce phénomène, quoique moins accentué, chez les *Paxillus panuoides* (2) et *involutus*; il est, paraît-il, normal chez le *P. porosus* B. (Ohio, U.-S.).

Quant à l'autre terme de comparaison, les Bolets, ils offrent une variété de structure dans les détails de conformation de la cuticule qui est pour le moins aussi grande que la monotonie dans la conformation de leur hyménium et de leurs spores, qui, chez presque tous, ont non seulement la même forme, mais aussi les mêmes dimensions. Nous n'avons à nous occuper ici que des types les plus simplement bâtis.

(1) Cette espèce est le *Flammula paradoxa* Kalkbr. (Schulze et Kalkbrenner, *Fungi Hungariæ*, tab. 16, f. 1); voyez au reste Saccardo, *Sylloge Fung. V.*, n° 3326.

Ce *Paxillus*, qui mesure au plus 5 centimètres de diamètre au piléus, est d'un brun cuivré; le stipe a 6 millimètres d'épaisseur; il est plus lisse, jaunâtre à teinte d'un rouge vineux, courbé, et long tout au plus de 4-6 centimètres.

(2) Voy. les figures de Berkeley du *Paxillus panuoides* (*Outlines*, tab. 12, fig. 6).

Parmi ces derniers, les *Viscipelles* de Fries (genre *Cricunopus* de Karsten) (1) ont beaucoup d'analogie avec les Paxillés, surtout avec les *Gomphidius*. La structure des *B. aurantiacus*, *elegans*, *collinitus*, *granulatus*, *flavidus*, surtout celle de cette dernière espèce, a les plus grands rapports avec celle des Gomphidiés. En effet, non seulement on y retrouve quasi les mêmes formes de hyphés du thalle, le voile général visqueux et des couleurs semblables (jaune rosé) comme celles du *Gomphidius roseus*, mais aussi des cystides cylindriques vêtus comme ceux que de Seynes (2) a fait connaître pour les *Gomphidius* et que j'ai déclarées caractéristiques pour ce genre (pl. VI, fig. 7, *b*). Les autres Bolets, au moins la majeure partie d'entre eux, tels que les *B. subtomentosus*, *chrysenteron*, *parasiticus*, *purpurascens* Fr., *cavipes* Opatowski (*Boletinus* Kalkbr.) (3), etc., paraissent se rapprocher par contre beaucoup plus des *Paxillus*, comme je l'ai dit plus haut. Le fait que chez les Bolets, comme chez les Paxillés, les lamelles ou les pores peuvent être le plus souvent séparés de la chair, s'explique par le fait que la couche de hyphés sous-jacente (qu'on remarque fréquemment sur la tranche à sa couleur plus foncée), a une texture régulière radiale, et par conséquent perpendiculaire à celle des hyphés de la trame des lamelles et des pores.

Quant aux *Boletus fulvidus* Fr., *cyanescens* Bull. et probablement la majeure partie des Bolets à spores blanches arrondies ou ovales (*Tephroleuci* Fr.), ils paraissent se rapprocher bien davantage des Polyporés.

Le *Boletus* (*Strobilomyces* B.) *strobilaceus* Scop., qui a des spores sphériques, réticulées, d'un brun noir, ne peut être comparé à rien de connu.

Les Paxillés sont répandus surtout dans l'hémisphère nord.

(1) *Rev. myc.*, 1881, p. 16.

(2) De Seynes, *loc. cit.*, pl. IV, fig 10.

(3) Voy. Pabst, *Cryptogamen flora*, Gera, 1876, II part., pl. VII (ouvrage du reste peu recommandable). Cette espèce a comme un rudiment de trame bilatérale.

Le *Paxillus involutus* se trouve en Europe et dans les États-Unis, et le *P. griseo-tomentosus* croît même jusqu'en Groenland (1).

SÉRIE F

Tribu XXVII. **Fusisporés.**

Spores couleur chair, fuscescentes, fusiformes, à dépression hilaire plus ou moins accentuée, souvent pourvues d'un certain nombre de côtes méridiennes comme le fruit des Ombellifères. Cellules hyméniales claviformes. Cystides nuls.

Ici : *Hexajuga* nob., *Octojuga* nob. et peut-être le genre *Fusispora*, que j'ai établi pour le *Lepiota sistrata* (voy. tribu XII).

Hexajuga gen. nov. — Gymnocarpe. Thalle homomorphe, composé d'une seule espèce de hyphés irréguliers. Piléus à bords enroulés dans la jeunesse, se développant relativement tard. Stipe excentrique ou latéral. Cuticule nulle. Trame assez régulière. Subhyménium à peine indiqué. Basidies à quatre stérigmates, plus grosses que les paraphyses, émergentes d'un tiers. Spores fusiformes à dépression dorsale plus ou moins marquée, et à huit côtes longitudinales (une paire ventrale, une paire dorsale et une côte de chaque côté) (pl. VI, fig. 5, *l*). Espèces géophiles.

Ici : les *Clitopilus Orcella* Bull., *C. mundulus* Lasch., *C. prunulus* Scop. et probablement les espèces considérées comme voisines.

Il est très curieux qu'on n'ait pas observé jusqu'ici cette structure très évidente des spores de l'*Ag. Orcella* Bull. On obtient la meilleure figure de la spore en l'observant à la lumière directe, mais il convient de l'étudier dans de l'eau additionnée d'un peu de glycérine. Les colorations sont ici de peu d'utilité.

L'*H. Prunula* se retrouve dans les États-Unis. Le *Clitopilus*

(1) *Zweite deutsche Nordpolarexpedition*, vol. II, p. 89.

orcellarius Beccari, de Bornéo, paraît appartenir aussi à ce genre.

Octojuga. — Piléus sessile (toujours ?). Cuticule nulle. Lamelles peu nombreuses. Subhyménium très distinct, celluleux-rameux. Basidies non émergentes, à peine plus grosses que les paraphyses. Spores ovoïdes, fusiformes, tronquées au sommet, à huit côtés quasi-équidistants.

Ici : le *Claudopus variabilis* Pers., probablement le *C. macrosporus* Pat. et peut-être tous les *Claudopus*.

L'espèce qui sert de base à cette description, correspond à la petite variété du *Claudopus variabilis* décrite par Karsten (*Myc. fenn.*, p. 112 et 113). Je l'ai trouvée sur l'écorce des châtaigniers à Bex (Suisse) et dans les Alpes du Piémont. Le piléus ne dépasse pas 5 millimètres ; il est très délicat.

Existe-t-il vraiment un *Claudopus sphærosporus?* Les spores de notre Champignon vues d'en haut (voy. pl. VI, fig. 5, *m*) ressemblent parfaitement à celles que dessine Patouillard, planche 226 de ses *Tabulæ analyticæ*. Quant au genre *Dochmiopus* de cet auteur, il doit être conservé pour les espèces à spores globuleuses, s'il en existe.

Les *Claudopus* de Fries paraissent être localisés aux parties tempérées de l'Europe et de l'Amérique septentrionale.

GENRES NON CLASSÉS ET PEU CONNUS

Montagnites Fr. — On ne connaît que trois formes de ce genre singulier ; ce sont les *M. Pallasi* Fr. (Russie), *M. Candollei* Fr. (1) (Afrique septentrionale, Europe méridionale, Texas), et le *M. Hausknechtii* Rabenh., de la mer Caspienne.

Ce sont des Champignons fort singuliers, un peu coriaces, se développant sous terre. Ils sont pourvus d'une volve coriace, d'où sort un pédicule élancé, également coriace. Ce dernier supporte un hyménium lamellé piléiforme assez consistant,

(1) = L'*Agaricus arenarius* DC. (*Flore française*, n° 403 a).

qu'on peut comparer au piléus des *Coprini veliformes*, lorsqu'il est étalé.

La plupart des auteurs ont rapproché en effet ces espèces des *Coprinus*, mais les belles figures de Durieu et Léveillé (*Exploration scientifique de l'Algérie*, pl. 21) montrent clairement, à mon avis, qu'il ne s'agit pas d'un Agariciné. En effet, la consistance de tout le Champignon, la trame, dont la structure ne se retrouve chez aucun Agariciné, et surtout les spores qui sont produites terminalement au bout des stérigmates (1) — ce caractère, comme nous l'avons vu, n'est celui d'aucun Hyménomycète — rapprochent bien plutôt les Montagnites des Gastéromycètes.

La liquéfaction de l'hyménium, dans laquelle on a voulu voir une similitude avec les *Coprinus*, ne se remarque pas seulement chez ce dernier genre. Tout mycologue sait que ce sont surtout les Phalloïdés et les Gastéromycètes qui sont remarquables sous ce rapport.

Il est donc probable que le *Montagnites* aura le même sort que le *Gyrophragmium Delilei* Mont. (2), un Champignon qu'on avait rangé autrefois dans les *Montagnites* et qui s'est trouvé être un Gastéromycète (3).

Rhacophyllus B. (4). — « Pileus tenuissimus, tenerrimus, lamellæ in fragmenti oblongo-obtusa flexuosa divisæ.

« Lamellarum fabrica ad Pterophyllum accedit, sed hic crassus panuoides dum præsens tenuis hiatuloides. »

Rh. lilacinus. — « Pileus cilindrical or digitaliform, lilac striate, or even split more or less at the margin; stem dilate at the base attenuate upwards; gills replaced by numberless oblong, irregular woved obtuse lobes of the same colour as the pileus. — It is possible that there are many two species; but the number of specimen gathred at present is very small.

(1) *Ibid.*, pl. XXI, fig. 19.

(2) Ed. Fischer, *Lycogalopsis Solmsii* (*Ber. deut. bot. Gesellschaft.*, Bd IV, Hefft. 6, p. 196).

(3) Montagne, *Sur la tribu des Podaxinés* (*Ann. sc. nat.*, sér. II, 1843, p. 221).

(4) Berkeley, *Fungi of Ceylan* (*Journal of Linn. Soc.*, X, p. 559).

Pterophyllum Mont. agrees somewhat in caracter; but it is closeley allied to Panus, while this is more closeley to Coprinus (!). »

On doit reconnaître que ces indications ne sont guère de nature à éclaircir la question des affinités naturelles de ce genre remarquable.

Pterophyllus Lév. (1). — « Pileus carnosus, hymenium inferum lamellosum, lamellæ radiantes inæquales ad utrumque latus marginis appendiculato lamellatæ; lamellulæ uniseriatæ, discretæ; fructificatio ignota.

« Species unica *P. Bovei* Lév. »

Il s'agit d'une forme ressemblant à un *Pleurotus*, qui croît en Égypte sur les Figuiers sycomores. L'anatomie du Champignon, et par conséquent celle des appendices mentionnés, est inconnue, de façon que la possibilité que ces derniers soient une production parasite n'est pas entièrement exclue. Il me paraît cependant plus probable qu'ils appartiennent au Champignon, attendu qu'on en connaît d'absolument semblables du *Polyporus affinis* Nees ab Esenb. de Java (2).

Anthracophyllum Ces. — « Pileus dimidiatus, suborbicularis, subsessilis, coriaceo-tenax, tenuis, supra sulcatus; lamellæ coriaceo-corneæ, inæquales, acie acuta integerrima, atræ; sporæ globosæ nigricantes. »

Ici une espèce unique : l'A. *Nigrita* Lév. (3), qui a une aire de dispersion très considérable (Philippines, Natal, Ceylan, Cuba et la Caroline dans l'Amérique du Nord).

Comme on ne connaît pas les basidies de ce Champignon, il n'est pas dit que les spores décrites ne soient pas des chlamydospores; dans ce dernier cas cette espèce pourrait éventuellement avoir des basidiospores blanches et être placée parmi les Lenzites. Si vraiment les basidiospores sont noires, il se pourrait qu'il ait quelque parenté avec les Théléphores.

(1) *Ann. sc. nat.*, sér. III, t. IV, 1845, p. 335.

(2) Nees ab Esenbeck et Blume, *Fungi javanici* (*Act. Cæs. Leop. Car. Nat. cur. S. S.*, vol. XIII, pl. IV, 1826).

(3) Voy. *Sylloge Fungor.* de Saccardo, p. 1139.

OBSERVATIONS SUR L'ENSEMBLE DU TRAVAIL

J'ai terminé la revue de tous les genres d'Agaricinés actuellement connus.

On peut me reprocher d'avoir par trop suivi mon propre chemin, d'avoir détruit en beaucoup de points l'édifice actuel et de n'avoir pas toujours remplacé par du positif ce que j'ai détruit. Je rappellerai ici, pour ma décharge, que le but principal de ce travail n'est pas une critique des nombreuses améliorations du système Friesien qu'on a proposées. Persuadé que l'étude approfondie des formes peut seule mener à une connaissance vraiment scientifique des affinités naturelles de celles-ci, je me suis astreint depuis longtemps à étudier au microscope toutes les parties du thalle des espèces que je trouvais, et à fixer par le dessin, par des préparations et par des notes, les particularités anatomiques que je rencontrais, même lorsqu'elles ne me paraissaient pas importantes au moment de l'observation. Je me suis acquis ainsi petit à petit, dans l'espace de plus de neuf ans, un matériel d'étude assez considérable, qui m'a permis de grouper les espèces et les formes d'une manière beaucoup plus sûre qu'on ne l'a fait jusqu'ici. Le présent travail n'est donc que le résultat d'une étude patiente et laborieuse, pour laquelle, il est vrai, j'ai tâché autant que possible de m'éclairer par la connaissance de la bibliographie du sujet. Or celle-ci est déjà fort étendue, comme j'ai pu m'en convaincre en la recherchant dans les bibliothèques de diverses villes, spécialement dans celle du Muséum à Paris et dans celle de Stuttgart.

Il ressort de ce que je viens de dire, que les affinités des groupes que j'ai indiqués sont d'autant plus dignes d'être considérées comme l'expression de la vérité, que le rapport du nombre total des formes constituant les genres en question à celui des formes étudiées s'est rapproché davantage de l'unité. Or, je l'ai déjà dit, ce quotient a été souvent fort gros et par conséquent les opinions que j'ai émises dans ce

cas ne peuvent avoir que la valeur d'une simple indication préliminaire.

Il va de soi qu'une famille aussi considérable que celle des Agaricinés ne peut être étudiée que petit à petit, surtout quand on songe qu'il est relativement si difficile de bien conserver les espèces ; il faudra donc encore un grand nombre de travaux, jusqu'à ce qu'on puisse songer à faire l' « histoire naturelle » de ce groupe de Champignons.

Mais je m'estimerai heureux et considérerai ma tâche comme remplie, si les pages qui précèdent ont, tout en aplanissant le terrain, pu faire ressortir dans toute sa nudité l'état d'ignorance où l'on se trouve actuellement quant à la connaissance exacte du développement et de la structure dse formes. Cette connaissance, je le répète, est la seule base solide de tout rapprochement qui a une prétention scientifique.

Synopsis du groupement naturel des Agaricinés.

SERIES A

Tribus	I. CANTHARELLEÆ......	*Cantharellus.* *Leptoglossum?* *Leptotus?* *Camarophyllus.* *Hygrophorus.* *Hygrocybe.*
—	II. MYCENEÆ...........	*Mycena.* *Omphalia.* *Hiatula.* *Delicatula.*
—	III. AMANITACEÆ........	*Mucidula.* *Amanita.* *Amanitopsis.*
—	IV. LACTARIO-RUSSULEÆ.	*Russula.* *Lactarius.*

SERIES B

Tribus	V.	XEROTEÆ........	*Arrhenia.*	
			Trogia.	
			Xerotus.	
—	VI.	PANOIDEÆ..........	*Panus.*	
			Schizophyllum.	
—	VII.	LENZITINEÆ.........	*Lenzites*	*Eulenzites.*
				Glossophyllum.
			Hymenogramme?	
			Tilotus?	
—	VIII.	LENTINEÆ..........	*Lentinellus.*	
			Lentinus.	
—	IX.	PLEUROTEÆ.........	*Pleurotus.*	
			α. *Dendrosarx.*	
			β. *Acanthocystis.*	
			Omphalotus.	
			Urospora.	
			1. *Myxoderma.*	
			2. *Gymnotellus.*	
			Calathinus.	
			Pleurotellus.	
—	X.	MARASMIEÆ.........	*Marasmius.*	
			Collybia.	
			Oudemansiella ?	
			Stylobates ?	
			Heliomyces.	
—	XI.	CLITOCYBEÆ.........	*Clitocybe.*	
			Lepista.	
			Nyctalis.	
			Laccaria.	
—	XII.	TRICHOLOMEÆ.......	*Tricholoma.*	
			Melaleuca.	
			Armillaria.	

Tribus XIII. Lepioteæ		*Lepiota.* 1. *Proceri.* 2. *Echinati.* 3. *Clypeolarii.* *Cystoderma.* 1. *Leucophylli.* 2. *Chromophylli.* *Fusispora.* *Schulzeria.*
— XIV. Psallioteæ (Chromosporés).		*Psalliota.* *Chitonia.* *Pilosace.*

series C (Chromosporés)

— XV. Tubarieæ.		*Tubaria.* *Flammula.* *Flammopsis.* *Galera.*
— XVI. Naucorieæ		*Naucoria.* *Conocybe.* *Bolbitius.* *Agrocybe.* *Roumeguerites.* *Pholiotina.* 1. *Pholiotidei.* 2. *Naucoridei.* *Rozites.*
— XVII. Pholioteæ.........		*Pholiota.* *Ryssospora.* *Myxocybe.*
— XVIII. Inocybeæ..........		*Inocybe.* *Clitocybe.* *Hebeloma.* 1. *Euhebeloma.* 2. *Hebelomella.*
— XIX. Crepidoteæ.........		*Crepidotus.*

Tribus XX. PLUTEIDEÆ.........	*Schinzinia.* *Pluteolus.* *Pluteus.* a. *Sessilispora.* b. *Trichoderma.* c. *Hispidoderma.* d. *Celluloderma.* *Annularia.* *Volvaria.* *Cyphellopus* (*Acetabularia* B.).
— XXI. NEMATOLOMEÆ.......	*Nematoloma.* *Stropharia.* *Deconica.*
— XXII. CORTINARIEÆ........	*Hydrocybe.* *Telamonia.* *Dermocybe.* *Sphærotrachys.* 1. *Inoloma.* 2. *Myxoderma.* *Locellina.* *Phlegmacium.* *Myxacium.*
— XXIII. PSATHYREÆ....... .	*Psathyrella.* *Psathyra.* *Astylospora.* *Pluteopsis.* *Hypholoma.* *Psilocybe.* *Glyptospora.*
— XXIV. COPRINOIDEÆ........	α. *Panæoleæ.* *Panæolus.* *Lentispora.* β. *Coprinoideæ.* *Coprinus.* *Coprinopsis.* *Ephemerocybe.* *Pselliophora.*

? SERIES D

Tribus XXV. Goniosporeæ........ { *Eccilia.* *Clitopilus.* *Leptonia.* *Entoloma.* *Nolanea.*

? SERIES E

— XXVI. Paxilleæ........... { *Paxillus.* *Tapinia.* *Gomphidius.* 1. *Leptogomphus.* 2. *Gymnogomphus.* *Lyophyllum.* (*Boletus*).

SERIES F

— XXVII. Fusisporeæ......... { *Octojuga* (*Dochmiopus* Pat.). *Hexajuga.*

GENRES PEU CONNUS

Montagnites Fr. — *Anthracophyllum* Lév. — *Rhacophyllus* B. — *Pterophyllus* Mont.

CONCLUSION

Je crois avoir démontré, dans ce travail, que la famille des Agaricinés comprend un nombre de types d'organisation beaucoup plus considérable qu'on ne se l'était figuré jusqu'ici, et que ceux-ci se trouvent constituer, dans l'état actuel de la science, un certain nombre de séries d'évolution indépendantes, lorsqu'on les éprouve dans *tous* leurs caractères, par le principe de la différenciation morphologique et fonctionnelle, comme unique critère de la hauteur d'organisation.

Il ressort par conséquent de cette pluralité de séries de types

dans la famille des Agaricinés, que cette dernière doit être considérée, ainsi que par exemple la classe des Oiseaux (1), comme formée par « convergence d'évolution ».

Les séries A et B au moins me paraissent avoir un point de départ différent, que je chercherais volontiers pour la première série parmi les Clavariés (les *Holocoryne* ont une organisation très voisine des *Cantharellus*) et pour la seconde parmi les Corticiés. Quant aux Chromosporés et aux autres petites séries D, E et F, il se peut qu'ils dérivent de membres encore inconnus ou peu connus des séries A et B, mais il me paraît plus probable qu'ils ont (au moins D et F) un point de départ particulier, et qu'ils ne représentent pour ainsi dire que des débris de séries. Ainsi, sous le rapport de sa structure et de ses hyphés, le genre *Fusispora*, que j'ai créé ici pour le *Lepiota sistrata*, ne peut être comparé qu'au *Clitopilus Orcella* Fr., qui en diffère énormément par ses caractères extérieurs.

Cette convergence de développement, que je déduis ici pour toute la famille des Agaricinés, nous l'avons observée maintes et maintes fois, presque pour chaque genre, dans le cours de ce travail. Je citerai ici l'exemple bien connu des *Amanita* et des *Volvaria* qui, tous deux, se trouvent posséder des caractères extérieurs identiques, conséquences d'un même mode de développement, et qui diffèrent pourtant beaucoup par leur structure intime et leurs spores. Cet exemple n'est pas isolé : c'est par dizaines qu'on en rencontre chez les Agarics et qu'on en rencontrera probablement partout où l'on fera une étude consciencieuse et approfondie des *formes*.

Je n'ai qu'à renvoyer le lecteur qui s'intéresse à cette question à ce que j'ai dit des affinités naturelles des genres Friesiens *Phlegmacium*, *Pholiota* (qui comprend mes genres *Pholiota*, *Pholiotina*, *Agrocybe* et *Ryssispora*), *Coprinus*, *Mycena*, *Lentinus*, *Marasmius*, etc., etc.

Tous ces genres sont autant d'exemples frappants de convergence de développement.

(1) Dello, *Oiseaux dentés du Far-West* (*Revue internationale des sciences*, Ve année, n° 1).

Plowright (1), qui considère ce phénomène comme un exemple de *Mimicry*, paraît être parfaitement satisfait de cette explication, car il l'étend même aux espèces douées d'odeurs semblables.

J'avoue n'être pas du tout de son sentiment, et qu'il me paraît plus profond de chercher l'explication de ce phénomène dans la constitution intime de l'organisme. Ce n'est pas ici le lieu d'expliquer ce que j'entends par cette expression et de quelle manière on peut se rendre compte du phénomène, sans avoir recours à une sélection naturelle exactement telle que l'entend Darwin, c'est-à-dire à une destruction des formes intermédiaires qui sont fort nombreuses chez les Agarics, et rendent l'étude de ce groupe particulièrement intéressante.

Il est à remarquer, quant aux caractères *extérieurs* aptes à nous renseigner sur la place que doit occuper une forme donnée dans le système, qu'ils ne peuvent être déterminés que par l'étude attentive d'un grand nombre de formes réunies par séries construites forme par forme, *d'après leur structure*, comme je l'ai dit dans l'Avant-propos (p. 180). Ils se dégageront alors nettement de l'ensemble de cette étude, et l'on pourra ensuite les employer à une revision soignée de ces séries qui nous ont servi à les dégager. On reconnaîtra en même temps que la valeur des caractères varie beaucoup suivant les groupes, ce qui ne veut pas dire autre chose sinon que ceux-là varient plus ou moins suivant ces derniers. Il est clair qu'un caractère a d'autant plus de valeur qu'il est plus constant, et l'on conçoit que ce soient précisément les organes les plus importants au point de vue physiologique, qui présentent de préférence la plus grande fixité dans leurs caractères.

Mais si, d'une part, l'on conçoit que les organes principaux (par exemple, la spore et la couche piléogène chez les Agarics) ne sauraient varier qu'entre des limites nécessairement restreintes, on comprend aussi que c'est précisément chez eux

(1) Plowright, *On Mimicry in Fungi* (Grevillea, sept. 1881).

que la sélection naturelle aura le plus de prise, et que se fixeront en premier lieu les caractères utiles.

Il s'ensuit que c'est surtout dans les caractères principaux que l'on remarquera les séries d'évolution. Or, en effet, par exemple chez les Agarics, c'est dans la conformation de la spore et dans le tissu involucral (qui, comme nous l'avons vu, n'est qu'une expression de la conformation de la couche piléogène dans les différents cas) que l'on remarque une fixation progressive de caractères utiles, en un mot une vraie évolution. La preuve de ce que je viens d'avancer ressort avec évidence, me paraît-il, des chapitres de ce travail qui traitent de la spore et du développement des Agaricinés; j'y renverrai donc le lecteur.

Si l'on étudie les différentes séries des Agaricinés, en tenant compte de ces considérations et de bien d'autres secondaires qui ne doivent pas être discutées ici, il ressort que *plus l'organisation du thalle devient parfaite* (*différenciée*), *plus aussi il devient aqueux et plus il se développe vite*, ce qui permet par conséquent au Champignon de produire en peu de temps une grande quantité de spores. Cette observation paraît être infirmée par l'organisation plus simple des Coprins; cependant ces Champignons doivent être considérés comme la tête de leur série, non seulement parce que leur spore est aussi parfaite qu'elle paraît pouvoir l'être dans ce type — (elle est souvent dorsiventrale, à endospore résistant, pourvue d'un pore apical, et garde sa faculté germinative pendant très longtemps) (1), — parce que leurs lamelles apparaissent de fort bonne heure, qu'elles sont libres, et que plusieurs d'entre eux sont probablement presque endocarpes (*Lentispora* nob.), mais encore parce que cette plus grande simplicité paraît s'être produite en vue d'un développement plus rapide qui ne paraît pas compatible avec un thalle très hétéromorphe, c'est-à-dire composé d'une foule de tissus de texture différente.

(1) D'après Brefeld (*Schimmelpilze*, II, 76, III, 15), les spores du *Coprinus stercorarius* garderaient cette faculté pendant plus d'une année.

Nous avons vu, en effet, que chez les *Coprini veliformes*, toutes les particularités de leur organisation paraissent des conditions indispensables à un développement rapide; ainsi leur stipe est vide; le piléus est réduit à un minimum de substances (évidemment parce que les matières plastiques qui doivent servir à former les spores s'accumulent directement dans l'hyménium); le subhyménium et l'hyménopode sont nuls et en général chaque organe pour soi (stipe, lamelles, piléus) est très homomorphe.

Ces exemples, que je pourrais facilement augmenter, semblent démontrer que *la production du plus grand nombre possible de bonnes semences dans le temps le plus bref est, ici aussi, l'ultimum des variations fixées par la sélection.*

Par contre, il semble découler aussi de la théorie de la sélection que le nombre des types dérivés d'un autre est plus ou moins proportionnel au nombre des caractères de ce dernier, d'où il suit que plus un type a une organisation complexe, plus grand aussi sera le nombre de ses dérivés fixés par la sélection.

On devrait donc s'attendre à rencontrer le plus grand nombre de types dans les genres supérieurs, ce qui ne concorde pas avec l'observation, au moins chez les Agarics, et, il me semble, un peu partout, tant dans le règne animal que dans le règne végétal.

Chez les Agarics, nous avons trouvé le plus grand nombre de types chez les *Mycena*, les *Russula*, les *Lactarius*, dans la première série, chez les *Marasmius*, les *Collybia*, les *Lentinus* dans la seconde, chez les *Cortinarius* dans la troisième; donc partout à peu près à la moitié de la hauteur d'organisation.

Cette contradiction apparente des faits et de la théorie s'explique facilement. En effet, si en théorie le nombre des dérivés d'un type croît nécessairement avec celui de ses caractères, la sélection tend toujours davantage à rendre ces caractères solidaires les uns des autres et diminue ainsi beaucoup le nombre des formes dérivées.

Plusieurs espèces d'Agaricinés réunissent les formes des espèces inférieures et ont cependant un thalle passablement différencié. Tels sont, par exemple, le *Crepidotus mollis*, l'*Octojuga perpusilla*, etc. On ne sait pas, dans ce cas, s'il s'agit d'une réduction ou bien du développement prématuré de certains caractères. Ce n'est guère que la connaissance parfaite des formes voisines, quand elles existent, qui peut jeter quelque lumière sur ce thème obscur et difficile.

Quelques mots encore sur la variabilité des formes.

Les grandes différences que l'on rencontre souvent en comparant divers exemplaires d'une même espèce de Champignon et d'Agaric en particulier, et qui rendent si souvent incertaines les déterminations d'exemplaires isolés, s'expliquent en partie par la grande indépendance des hyphés entre eux. Cette dernière est très bien mise en évidence par l'expérience suivante, que je fis en 1882 sur un *Phlegmacium fulminans*. Je partageai sur place (sans le cueillir) un jeune exemplaire et exportai la moitié du Champignon. L'autre moitié fut laissée en place et entourée seulement de fane pour la maintenir dans une atmosphère humide.

Le surlendemain (il avait beaucoup plu le jour précédent), je me rendis à la forêt et trouvai que cette moitié de mon Champignon avait non seulement atteint la taille et le développement normaux, mais encore régénéré l'autre partie jusqu'à ne laisser subsister qu'une tranche peu considérable.

Par contre, si l'on pratique une encoche jusqu'à l'axe d'un jeune stipe d'un *Agaricus campestris*, on voit la moitié du chapeau correspondante à cette encoche, c'est-à-dire celle située du même côté que l'encoche, rester passablement en arrière dans son développement lorsqu'on laisse le Champignon se développer sur place.

Une autre cause de variation est l'adaptation à un nouveau milieu, qui entraîne l'acquisition de nouveaux caractères.

Au moins théoriquement, il est clair qu'un Champignon qui croît depuis plusieurs générations sur un Noyer, par exemple, aura un autre *facies* que s'il a crû pendant le même temps

sur un Sapin. On peut observer ceci, par exemple, sur l'*Agaricus melleus*, qui possède presque autant de *facies* qu'il croît d'espèces d'arbres divers en Europe : il y a une forme particulière aux Chênes, aux Noyers, aux Marronniers, aux Sapins, aux Hêtres, aux Citronniers, etc., qu'on ne trouve typique que sur ces essences. Il est vrai qu'on trouve aussi toutes les formes intermédiaires entre ces *facies*, mais il est probable qu'elles doivent leur origine à ce que les spores de l'*Agaricus melleus*, par exemple, *forma juglandis*, ont germé sur le Sapin et ont produit ainsi un Champignon qui, après avoir végété un certain temps dans ce nouveau milieu, se trouve représenter exactement le terme moyen entre la *forma juglandis* et la *forma abietis*.

Le nombre de ces formes intermédiaires est souvent très considérable chez les *Amanitopsis*, les *Psalliota*, les *Lepiota*, les *Nematoloma*, etc., etc, et l'on est souvent embarrassé de savoir quel nom on doit leur donner, même après les avoir étudiées à fond.

Enfin, c'est un phénomène très général que les premiers et les derniers exemplaires produits par un mycélium ont une taille souvent beaucoup inférieure à la normale ; ainsi on trouve des *Amanitopsis lividus* qui ont de 2 à 25 centimètres de haut.

On doit, à mon avis, considérer l'espèce comme représentant un état d'équilibre relativement stable, entre la tendance (réaction aux modifications survenues au milieu) qu'ont ses éléments à varier et leur dépendance réciproque. Cette dernière exclut nécessairement certaines variations et détermine ainsi la direction de celles qui se produisent. On conçoit dès lors que plus les éléments sont solidaires entre eux, plus ils seront aptes à réagir aux influences du milieu; mais que si, par une raison quelconque, l'un d'eux vient à varier, il déterminera une modification (pas nécessairement proportionnée) de tous les autres éléments de l'organisme, qui acquerra ainsi d'emblée les caractères d'une nouvelle espèce.

Le fait que plusieurs Agarics inférieurs existent encore,

qu'ils varient moins, et que leurs espèces sont bien distinctes, s'explique, me semble-t-il, par ce que je viens de dire.

Doit-on conclure de tout ceci qu'il faut restreindre le nombre des espèces? ou faut-il en établir de nouvelles? Je crois qu'il ressort suffisamment de ce travail qu'il est important avant tout de bien fixer un certain nombre de jalons, en diagnosant consciencieusement les espèces de Fries, par exemple ; quand on les connaîtra bien, il sera facile d'y rapporter les autres formes intermédiaires, en les classifiant par des lettres d'après leurs divers caractères.

Quant aux affinités éventuelles des Agaricinés avec les autres groupes d'Hyménomycètes, je n'en dirai que quelques mots à titre d'indication, attendu que ce que l'on sait sur ces derniers ne permet pas encore de faire des rapprochements quelque peu solides. On sait que les Agaricinés ont été comparés tantôt avec les Gastéromycètes, tantôt avec les Phalloïdés, tantôt enfin avec d'autres groupes d'Hyménomycètes. Les § 81-93 fournissent une nouvelle preuve à l'appui de l'opinion émise par de Bary (*Pilze*, § 94), à savoir que le développement de tous les Basidiomycètes paraît avoir lieu d'une manière assez uniforme. En effet E. Fischer (1) a fait connaître un jeune stade de l'*Ithyphallus tenuis* E. Fischer, qui semble indiquer que le primordium de ce Champignon se différencie dans l'intérieur d'un petit bulbe primordial, et qu'ici aussi il se forme une couche piléogène ; dans cet état elle est en forme de dé à coudre. Le développement primordial des Phalloïdés comme aussi des Gastéromycètes est encore trop peu connu, me semble-t-il, pour qu'on puisse risquer maintenant une comparaison, si toutefois il y a lieu de la faire. Au reste, je laisse volontiers ce soin à mon ami le Dr E. Fischer, bien connu par la série de travaux remarquables qu'il a produits sur ces deux derniers groupes de Champignons.

(1) E. Fischer, *Zur Entwikelungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloïdeen*, Leiden, 1885, pl. I, fig. 2.

Une chose ressort cependant avec évidence de ce travail, c'est qu'il n'existe actuellement aucune raison quelque peu sérieuse pour rapprocher les Agaricinés des Gastéromycètes comme l'a fait Brefeld. Les paroles de cet auteur : *Amanita ist gleichsam ein Gasteromycet dessen Fruchtkörper sich von unten öffnet...* ainsi que : *ist die nahe Beziehung der Amanita zu den Gasteromyceten dargethan, so kann weiterhin die Ableitung der Agaricineen von Amanita-ähnlichen Formen nicht zweifelhaft sein*, sont tellement en contradiction avec toutes mes convictions personnelles, qui reposent sur les faits que j'ai exposés dans ce travail et sur beaucoup d'autres d'une importance secondaire que je n'ai pas mentionnés ici, qu'à mon avis elles ne peuvent plus même être l'objet d'une discussion. Les rapprochements de cet auteur se basent, on le sait, souvent uniquement sur le mode de développement des formes ; or, comme je l'ai dit plus haut, ce dernier n'a vraiment de valeur que dans les séries de formes rapprochées par *toutes* leurs particularités anatomiques. Les affinités des Agaricinés avec les autres Hyménomycètes sont probablement multiples, mais encore assez obscures. Les *Cantharellus* ont par exemple une structure (surtout de la couche hyméniale) qui rappelle beaucoup celle de certaines Clavaires (*Holocoryne pistillaris*), les *Lenzites*, celle de certains Polyporés (*Trametes*, *Dædalea*), tandis que les *Trogia* et *Xerotus* paraissent se rapprocher des *Stereum*.

Ces rapprochements ne sont actuellement que l'expression d'une probabilité, mais ils peuvent donner une première indication pour la direction qu'on aura à donner aux recherches futures.

Quant aux Bolets, nous avons vu qu'ils descendent probablement en partie d'Agaricinés, tandis qu'une autre partie (les Bolets leucosporés, *Tephroleuci* Fr.) se rapprochent davantage des Polypores. (Quelle convergence de développement !)

Ces indications sommaires suffiront ici pour démontrer combien l'étude phylogénétique des Hyménomycètes est héris-

sée de difficultés et combien l'on est encore éloigné d'une connaissance générale exacte de ce groupe.

ENCORE UN MOT SUR LES COLLECTIONS D'HYMÉNOMYCÈTES

La valeur considérable qu'ont de telles collections pour l'avancement de la science justifie ce dernier chapitre.

Qui veut se faire un herbier utile d'Hyménomycètes doit, s'il veut le destiner à l'étude et non à l'enseignement, ne prendre en considération aucune des nombreuses méthodes de préparation et d'imitation qu'on a recommandées.

Il n'y a que deux méthodes de conserver les Champignons de manière qu'ils puissent être utilisés plus tard pour l'étude.

La première, qu'on peut employer avec avantage pour les espèces rares ou délicates, est de conserver les exemplaires dans l'alcool. Comme ce n'est que la minorité des mycologues qui peut disposer du nécessaire à l'établissement d'une telle collection, naturellement très dispendieuse, on peut simplifier la chose avec un résultat pratique également bon, en laissant séjourner les exemplaires pendant un certain temps (deux, trois jours) dans l'alcool, après en avoir fait une esquisse colorée soignée. On les ressort ensuite, et on les met, tout imbibés d'alcool, dans une capsule de papier sur laquelle sont inscrites au crayon les indications ordinaires. Ces capsules peuvent être alors fasciculées en certain nombre, et conservées dans des bouteilles à large col, sur lesquelles on inscrit l'indication de leur contenu. Il est bon de mettre au haut de la bouteille, avant de la fermer soigneusement, un tampon de coton imbibé d'alcool.

Les exemplaires préparés de cette manière se conservent indéfiniment en très bon état. S'il s'agit de grosses espèces, il est suffisant de ne conserver ainsi qu'une coupe médiane très épaisse. Il convient, lorsqu'on étudie des exemplaires conservés par cette méthode, de les mettre préalablement dans de l'alcool à 80-90 degrés, afin de les durcir quelque peu.

Mais la grande majorité des espèces peuvent être utilisées lorsqu'on les a conservées sèches, pourvu qu'on ne les ait pas desséchées trop rapidement et surtout trop complètement.

Le moyen le plus simple est de laisser les exemplaires se dessécher simplement à l'air, étendus sur des séchoirs suspendus de tulle ou de toile mince. Lorsque les exemplaires sont quelque peu volumineux, on leur fait subir, s'il est nécessaire, lorsqu'ils sont à peu près secs, une certaine pression, après quoi on laisse s'achever leur dessiccation.

Une fois desséchés, les exemplaires sont mis, comme les autres Cryptogames, dans des capsules en papier qu'il est bon de coller dans un double de papier, dont le format, pour être pratique, ne doit pas dépasser 20×25 centimètres. Ces doubles, réunis en genres, se placent alors dans une couverture en carton comme celle d'un livre qui se ferme par une paire d'attaches. On écrit alors sur le dos de ces livres leur contenu, et on les met dans une bibliothèque comme un livre ordinaire.

Cette disposition d'un herbier est certainement la plus pratique, surtout si l'on fait de petits volumes. Il est prudent de mettre de la naphtaline dans des capsules qu'on place au milieu de chaque livre.

Les exemplaires conservés de cette manière doivent être coupés à sec, ce qui a le grand avantage de permettre d'obtenir des coupes très fines (les coupes par trop fines ne servent que rarement). On met alors ces dernières dans de l'eau additionnée de peu d'ammoniaque pour les espèces dont les hyphés ont les parois épaisses, et directement dans l'ammoniaque, ou même la potasse diluée, s'il s'agit d'espèces à caractères contraires. Si l'on fait cette opération avec soin, on peut obtenir des coupes de Champignons conservés pendant des années, qu'il est souvent difficile de distinguer de celles de Champignons frais. On peut donc espérer que les exemplaires originaux qui se trouvent accumulés dans les herbiers des villes importantes pourront encore être mis à profit par la science.

Comme complément presque indispensable d'un tel herbier il restera toujours cependant le dessin, au moins des espèces les plus rares.

Nervi, près Gênes, mai 1888.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche VI.

Fig. 1. ***Russula lutea*** Huds. Portion d'une coupe transversale d'un feuillet. — *t*, trame; *hp*, hyménopodium; *sh*, subhyménium; *h*, hyménium; *p*, paraphyses; *b*, basidies; *c*, cystides; *th*, tissu connectif; *sc*, sphérocystes.

Fig. 2. ***Pluteus nanus*** Fr. JS. (la flèche indique la direction perpendiculaire à la tranche du feuillet dans celui-ci).

Fig. 3. ***Russula integra*** L. Cuticule piléique. — *e*, cuticule; *c*, hypoderme; *d*, dermatocystides.

Fig. 4. ***Psathyra uda*** Pers. Cuticule piléique *celluleuse*.

Fig. 5. ***Idem.*** Spores d'Agarics représentées à l'échelle d'un $\mu = 1$ millimètre (mais observées, grossies 400 fois). — *a*, *Collybia arcuata* Bull. Type de la spore sphérique (*Spora sphærica*); *b*, *Amanitopsis fulvus* Fr. Type de la spore sphérique; *c*, ***Laccaria pumila*** nob. Type de la spore muriquée (*Spora sphærica muricata*); *d*, *Lactarius subdulcis* Bull. Type de la spore interrupto-réticulée (*Spora interrupto-reticulata*); *e*, *Amanita rubescens* Fr. Type de la spore arrondie (*Spora subsphærica*); *f*, *Hygrocybe chlorophana* Hoff. Type de la spore cylindrique (*Spora cylindrica*); *g*, *Hygrocybe fibula* Bull. Type de la spore cylindrique (*Spora cylindrica*); *h*, *Trogia crispa* Pers. Type de la spore fabacée (*Spora fabæformis*); *i*, *Urospora striatula* Fr. Type de la spore virguliforme (*Spora virguliformis*); *j*, *Gamphidius viscidus* L. Type de la spore fusiforme à dépression hilaire (*Spora fusiformis hilariter depressa*); *k*, *Lepiota sistrata* Fr. Type de la spore fusiforme à dépression hilaire (*Spora fusiformis hilariter depressa*); *l*, *Hexajuga Orcella* Bull. Type de la *spora jugata*; *m*, *Octojuga variabilis* Pers. Type de la *spora jugata*; *n*, *Hydrocybe decipiens*. Type de la spore échinulée (*Spora echinulata*); *o*, *Pholiota lucifer*. Spore elliptique à dépression dorsale (*Spora elliptica dorsaliter depressa*); *p*, *Marasmius peronatus*. Type de la spore obovale sublacrymée (*Spora obovoidea sublacrymæformis*); *q*, *Marasmius fusipes*. Type de spore lacrymée (*Spora lacrymæformis*); *r*, *Amanita phalloides*. Subsphérique à dos aplati (*Spora subsphærica dorsaliter aplanata*); *s*, *Stropharia luteo-nitens*. Ellipsoïde régulière (*Spora ellipsoidea*); *t*, *Stropharia saniglobosa*. Ovoïde-

conique (*Spora ovoideo-conica*); *u*, *Coprinus fimetarius*. Comme S.; *v*, *Panæolus fimicola*. Aplatie latéralement (*Spora lateraliter compressa*); *w*, *Lentispora tomentosa*. Lenticulaire (*Spora lenticularis*); *x*, *Pluteopsis Gunneri* Secret. Tronquée à la base (*Spora basitruncata*); *y*, *Rozites camphorata*. Ovoïde conique à dépression trilaire; *z*, *Glyptospora velutina*. Rugueuse (*Spora rugosa*).

Fig. 5. α, *Lactarius cicellatus* Batt. Spore réticulée (*Spora reticulata*); β, *Russula virescens* Schaeff. Spore verruqueuse (*Spora verrucosa*); γ, *Melaleuca adstringens* Pers. Spore sablée (*Spora sabulata*); δ, *Entoloma prunuloides* Fr.; ε, *Nolanea dissiliens?* Britzelm.; ξ, *Leptonia proletaria* Fr. Ces spores doivent être décrites d'après le schéma cristallin figure 5′ auquel elles se rapportent.

Fig. 6. Types de basidies (grossis environ 800 fois). — *a*, *Psathyra cernua* Fl. Dan. Basidie sphérique astérigmatique (les spores sont tombées) (*Basidium sphæricum asterigmaticum*); *b*, *Amanitopsis spadiceus* Pers. Basidie ventrue (*Basidium ventricosum*); *c*, *Russula Sardonia* Fr. Basidie fusiforme (*Basidium fusiforme*); *d*, *Panæolus fimicola* F. Basidie courte, ou subisodiamétrique (jeune) (*Basidium subisodiametricum*); *e*, *Cantharellus aurantiacus*. Basidie hexastérigmatique (jeune) (*Basidium hexasterigmicum*); *f*, *Tricholoma cartilagineum*. Basidie claviforme (âgée) (*Basidium claviforme*); *g*, *Cystoderma ochracea* Bull. Basidie mûre, cylindrique (*Basidium cylindricum*); *h*, *Pholiotina togularis*. Basidie bistérigmique (*Basidium bisterigmicum*).

Fig. 7. *a*, *Naucoria melinoides* Bull. Cystide en quille (*Cystidium metulæforme*); *b*, *Gomphidius viscidus* Pers. Cystide cylindrique vêtue (*Cystidium cylindricum vestitum*); *c*, *Melaleuca adstringens* Pers. Cystide aculéiforme (*Cystidium aculeiforme*); *d*, *Acanthocystis geogenius* DC. Cystide cuspidé (*Cystidium cuspidatum*); *e*, *Pluteus umbrosus* Pers. Cystide conique ventru (*Cystidium ventricoso-conicum*); *f*, *Pluteus atricapillus* Batsch. Cystide en hameçon (*Cystidium hamuliferum*); *g*, *Clypeus calosporus* Bresad (?); *h*, *Inocybe pyriodora* Pers. Cystide couronné (*Cystidium coronatum*); *i*, *Russula emetica* Fr. Cystide rempli, cuspidé (*Cystidium farctum, cuspidatum*); *j*, *Marasmius saccharinus* Batsch. Cystide cuspidé oléifère (*Cystidium oleiferum*); *k*, *Hygrocybe coccinella* Ehrenbg; *l*, *Marasmius peronatus* Bolt. Cystide subsporifère (*Cystidium subsporiferum*); *m*, *Coprinus atramentarius* Bull.; *n*, *Collybia radicata* Rahl. (var. major). Cystide cylindrique utriculeux (*Cystidium utriculosum*).

Fig. 8. *a*, *b*, *c*, *Nyctalis parasitica* Bull. Stades successifs de la formation d'une Chlamydospore; *d*, *Lentinus cochleatus* Pers. Chlamydospore du stipe (finie); *e*, *Nyctalis asterophora* Fr. Chlamydospore jeune et chl. mûre; *f*, *Clitocybe candicans* Pers. Chlamydospore rudimentaire de la surface piléique.

Fig. 9. *Lepiota procera* Scop. Spore. — *h*, hile; *ex*, exospore; *en*, endospore.

Planche VII.

Fig. 1-3. *Cantharellus cibarius.* Trois stades successifs de développement (1, 2 et 5 millimètres). Type gymnocarpe. — *a*, cuticule primordiale; *p*, couche piléogène.

Fig. 4. *Psalliota rubella* Sillet. Coupe longitudinale médiane d'un primordium mesurant 1,5 millimètres (semiangiocarpe). — *h*, hyménium; *l*, lamelles.

Fig. 5. *Panæolus fimicola* Fr. Coupe médiane colorée d'un primordium mesurant 1/3 de millimètre (angiocarpe). — *c*, cuticule piléique.

Fig. 6. *Coprinus deliquescens.* Coupe médiane colorée d'un exemplaire de 1/2 millimètre (semiangiocarpe). — *b*, bulbe.

Fig. 7. *Phlegmacium cærulescens.* A et B, deux moitié de stades successifs, d'environ 4 millimètres (subendocarpe).

Fig. 8-10. *Amanita excelsa.* Développement endocarpe (stade : fig. 8, 2 millimètres; fig. 9, 4 millimètres; fig. 10, 6 millimètres; ces dimensions sont celles du bulbe primordial entier). — *v*, volve; *st*, rudiments du stipe.

Fig. 11. *Amanita muscaria.* Coupe d'un bulbe de 1 centimètre environ.

Fig. 12. *Amanita phalloides.* Coupe non médiane d'un bulbe (5/1 environ).

Fig. 13. *Volvaria Taylori* C. Coupe schématique d'un jeune carpophore au moment de son éclosion. — *a*, anneau restant attaché à la volve.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME

ORGANOGRAPHIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES

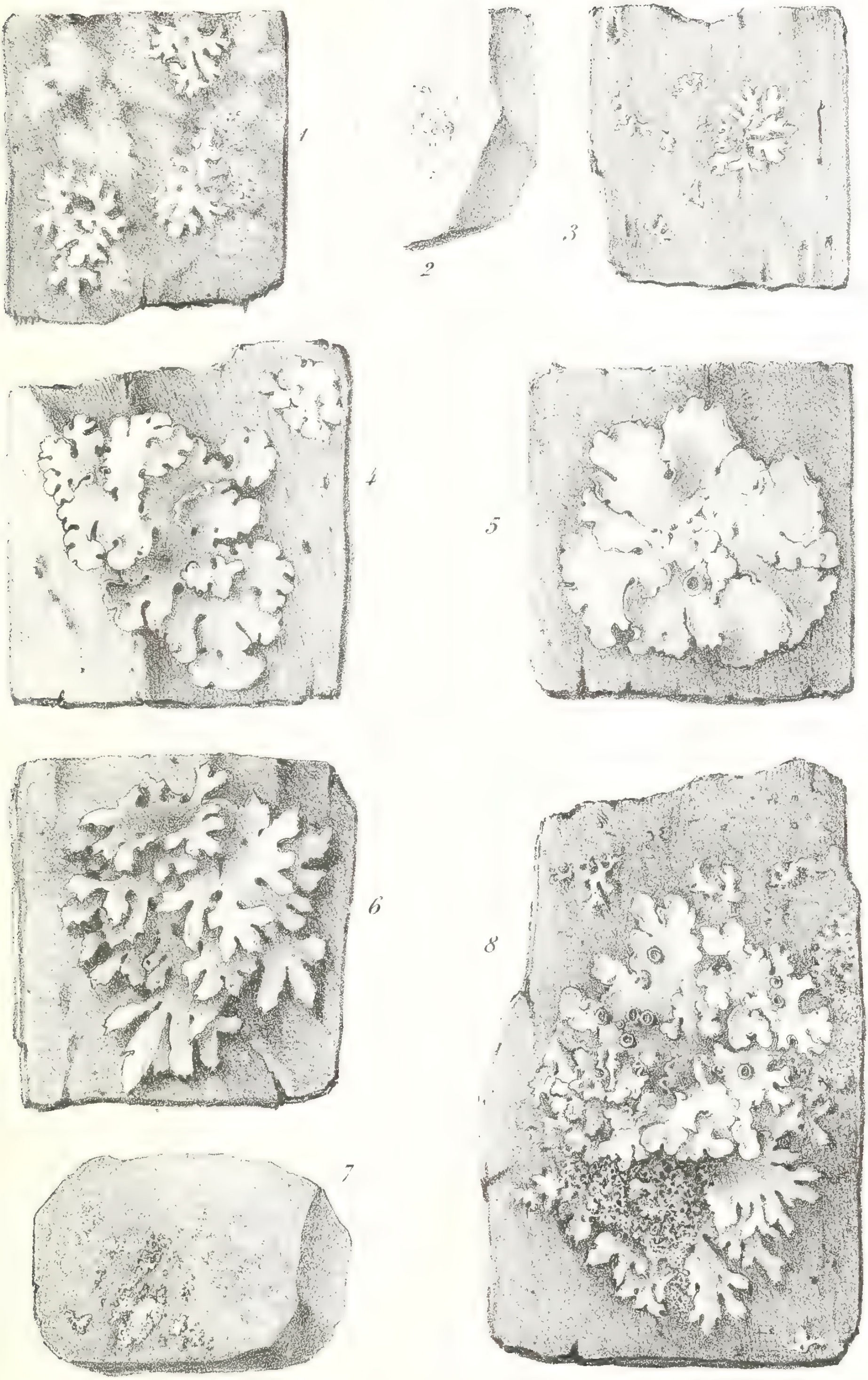
TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

18163. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



Millot lith.

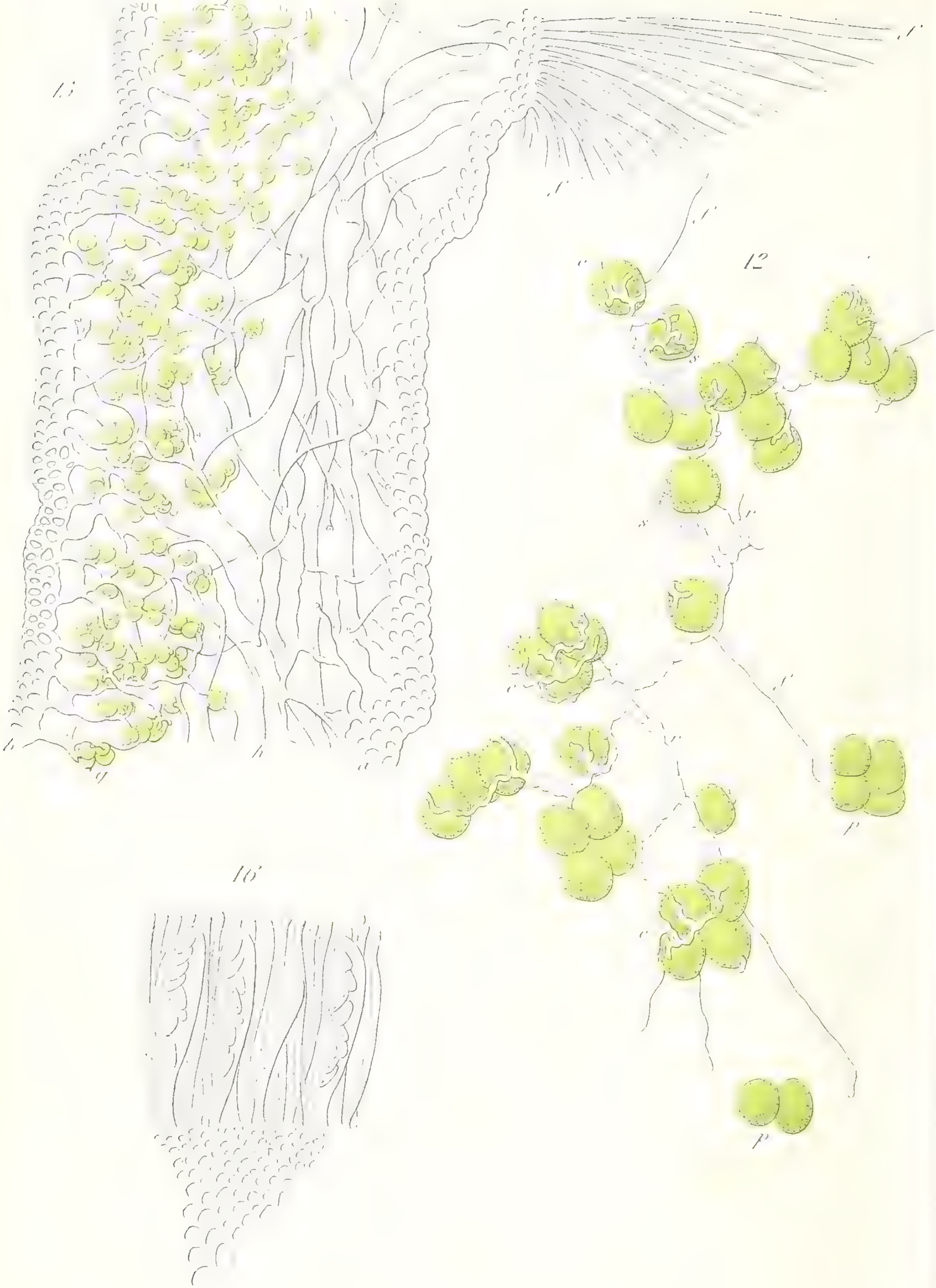
Synthèse des Lichens

Imp. A. Lemercier, Paris



G. Bonnier del.

Synthèse des Lichens.



Synthèse



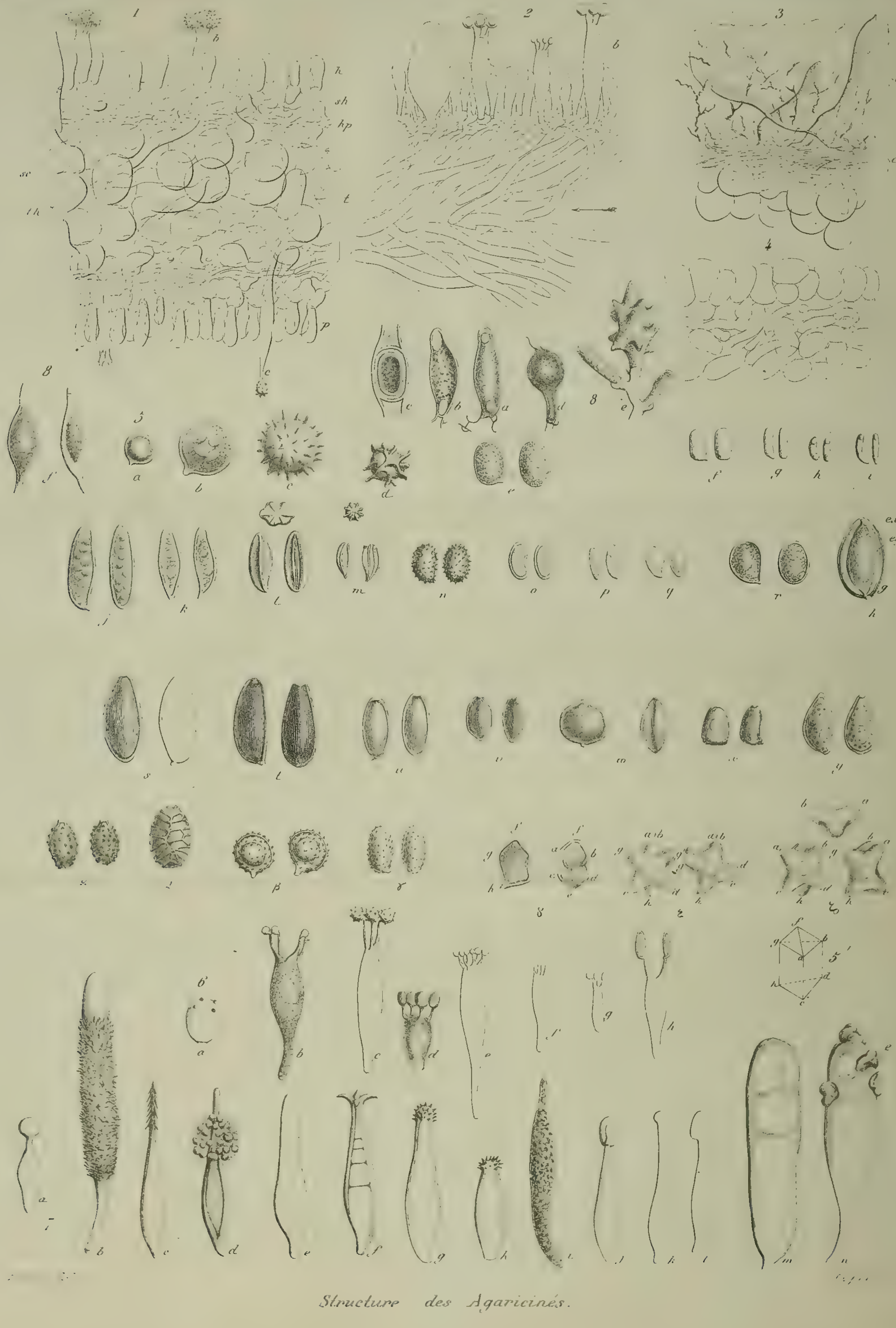
..es Lichens.



G. Bonnier del.

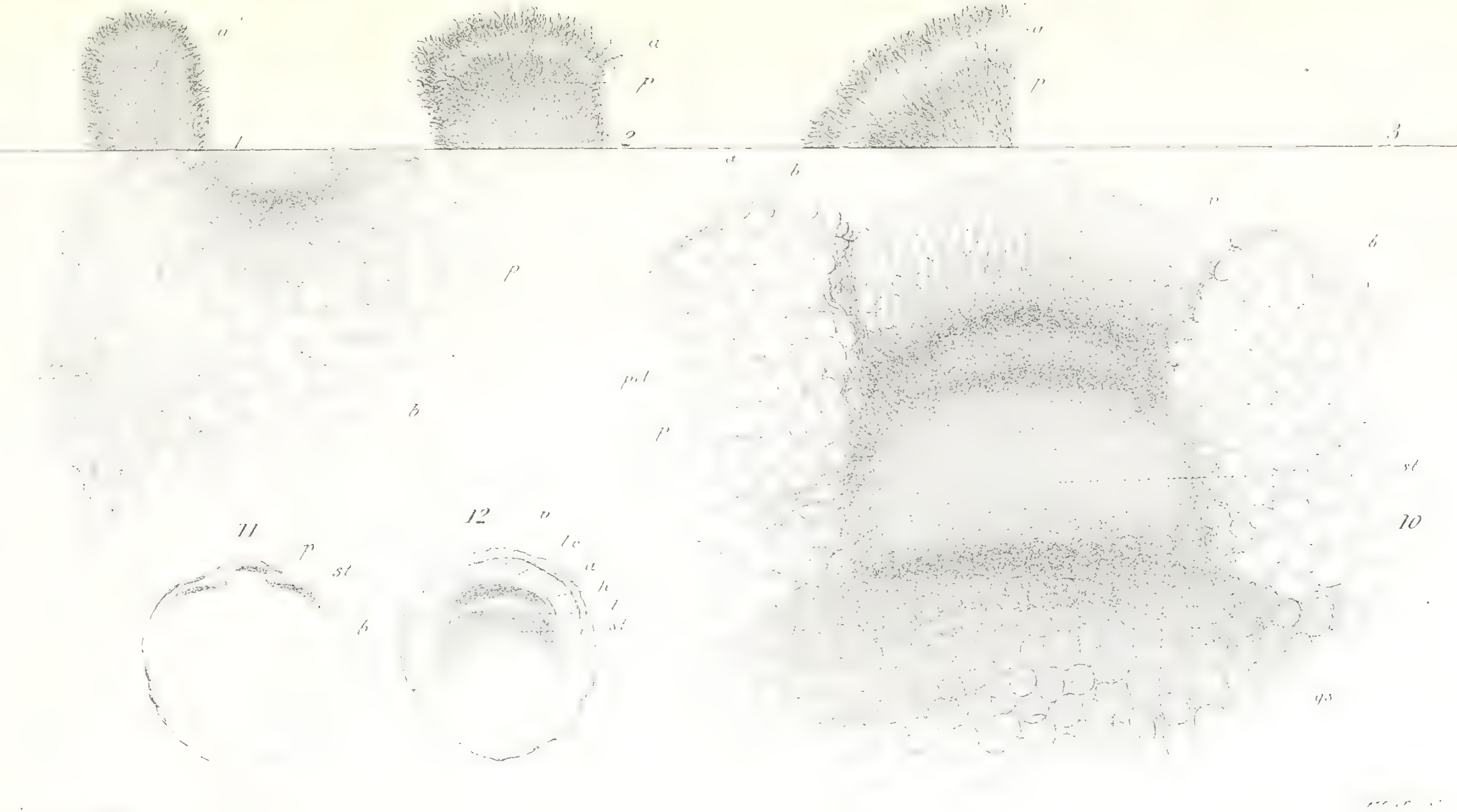
Synthèse des Lichens

L HIST



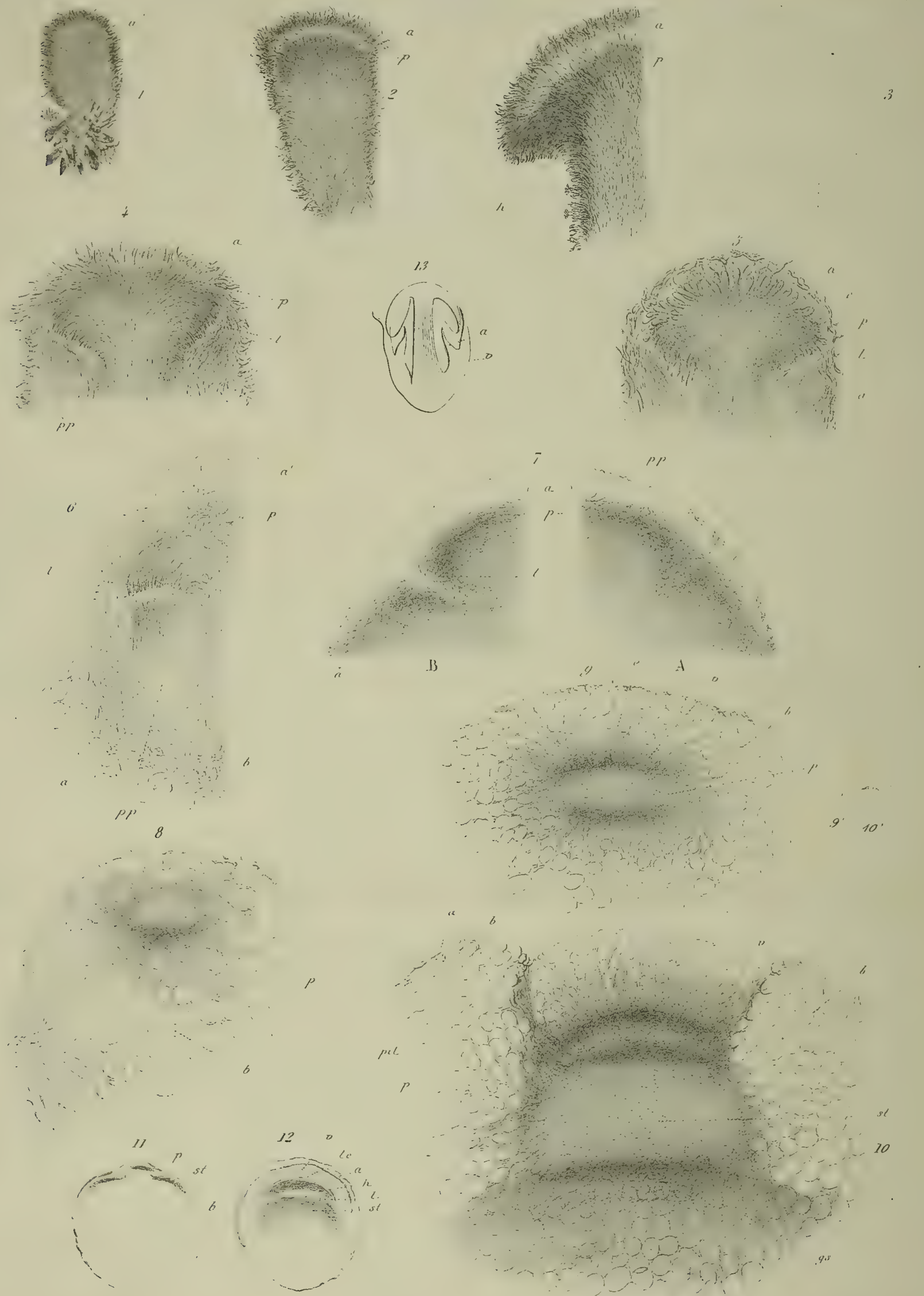
Structure des Agaricinés.

Imp. Lemercier & Cie Paris.



Structure des Agaricinés.

Imp. Lemercier & Cie Paris



Structure des Agaricinés.

Imp. Lemercier & Cie Paris